P L 2835

Revue Trimestrielle
Tome 27 – Fascicule 1
Mars 1996

ÉCOLOGIE

ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE
ÉCOLOGIE

P 15 AVR. 1996

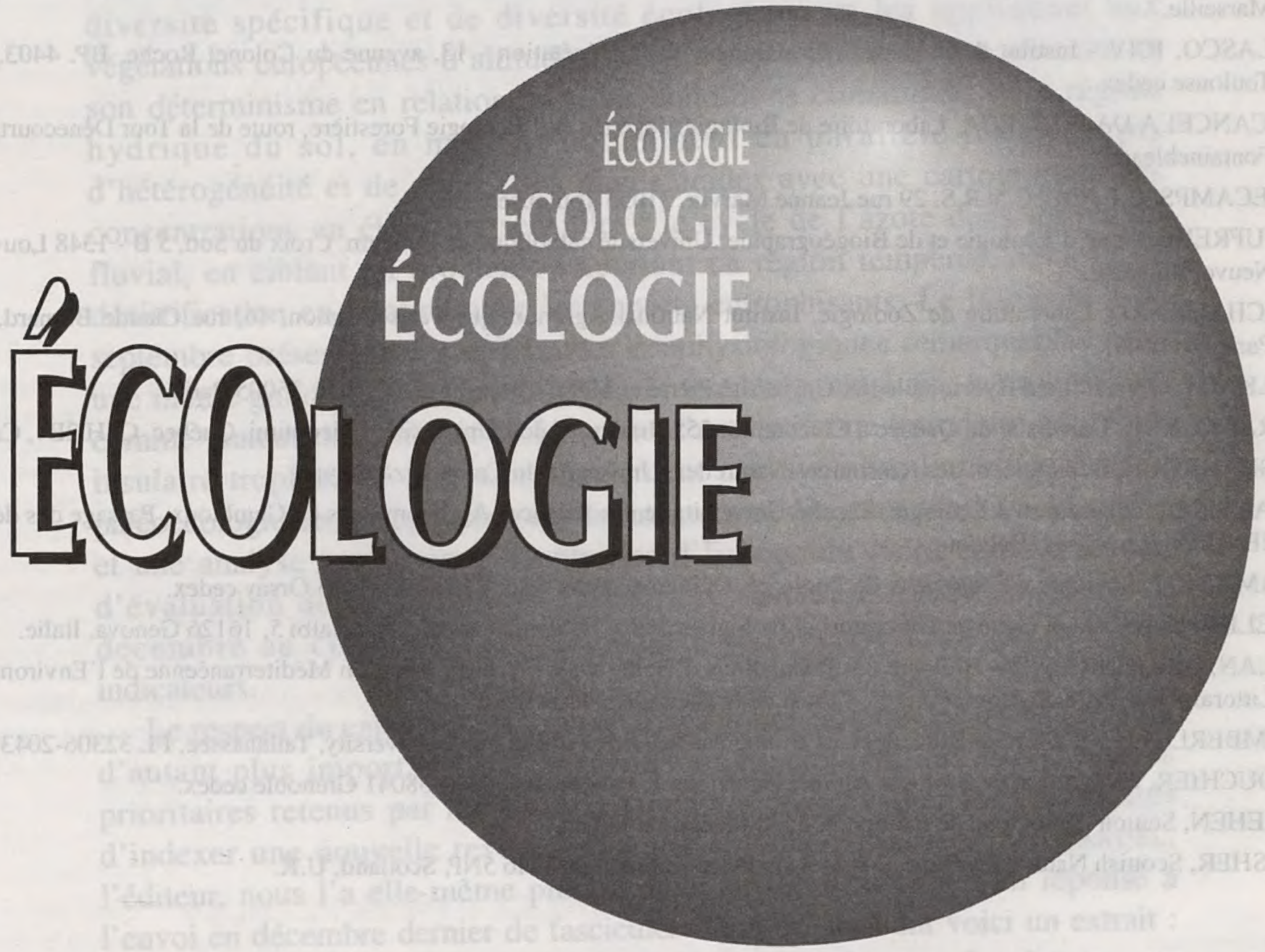
SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique
ISSN 1259-5314

Source : MNHN

Source : MNHN

Pz 3835

Revue Trimestrielle
Tome 27 – Fascicule 1
Mars 1996



SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique
ISSN 1259-5314

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00021695 1
Source : MNHN

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Écotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Écologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse cedex.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chicoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Égypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Écologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, URA-CNRS 698, « Biologie des Populations d'Helminthes Parasites » Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, USA.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Source : MNHN

ÉDITORIAL

Il est difficile de ne pas être satisfait, à la sortie en mars 1996 du premier fascicule du tome 27 d'*Écologie*. L'objectif annoncé début 1995, c'est-à-dire respecter le calendrier de parution, objectif qui pouvait sembler peu réaliste à l'époque, sera tenu cette année. En 1996, nous voulons plus encore. En effet, à ce jour, la composition du tome 27 est programmée et devrait être, sous réserve, la suivante. Le fascicule 2 de juin abordera les concepts de diversité spécifique et de diversité écologique en les appliquant aux végétations européennes d'altitude ; la dynamique d'une savane africaine et son déterminisme en relation avec les conditions climatiques et le régime hydrique du sol, en mettant notamment en parallèle les concepts d'hétérogénéité et de niche ; les pluies acides avec une cartographie des concentrations en éléments sensibles ; le cycle de l'azote dans un bassin fluvial, en ciblant un problème important en région tempérée, celui de la dénitrification en relation avec les apports eutrophisants. Le fascicule 3 de septembre présentera des différences écophysiologiques remarquables dans une même guilde de coléoptères de forêt tempérée, ainsi que la compétition comme facteur déterminant de la survie d'une avifaune introduite en milieu insulaire tropical ; il proposera également une synthèse importante sur la paléoécologie de la végétation des montagnes méditerranéennes occidentales et une analyse typologique de prairies d'Europe du Nord comme moyen d'évaluation de la biodiversité. Enfin, le fascicule 4 sera consacré en décembre au colloque qui s'est tenu à Chinon en 1995 sur les bio-indicateurs.

Le respect du calendrier et l'avance dans la préparation des fascicules sont d'autant plus importants qu'ils répondent exactement aux deux critères prioritaires retenus par les *Current Contents* pour évaluer les possibilités d'indexer une nouvelle revue dans leurs colonnes. Maureen M. HANDEL, l'éditeur, nous l'a elle-même précisé dans un récent courrier, en réponse à l'envoi en décembre dernier de fascicules du tome 26, dont voici un extrait : « *In order to continue the evaluation, please send the next few issues... as each is published, and the journal's 1996 publication schedule* ». Selon Eugen GARFIELD (1990), président émérite de l'ISI (Institute for Scientific Information, Philadelphia, USA) « *A journal's ability to meet its declared schedule and frequency is perhaps the most basic expectation* ». L'année 1996 sera donc décisive, dans la mesure où, à son terme, nous aurons prouvé notre capacité à respecter ces exigences.

Cette programmation pour 1996 est fondamentale, on le voit, pour espérer voir indexée la revue aux *Current Contents*, condition nécessaire à l'élargissement de son audience. Cependant, l'avance dans la préparation des fascicules allonge inévitablement la durée de publication. De plus, depuis le tome 26, nous renvoyons systématiquement la version corrigée au referee qui

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Source : MNHN

a demandé une révision majeure, ce qui ajoute à la rigueur mais augmente encore le temps entre la réception d'un article et son acceptation. Malgré tout, en 1995, ce temps a été en moyenne de 6 mois, ce qui est court par rapport aux revues cotées, et constitue un atout qu'il faut préserver. Enfin, la publication d'articles longs, notamment lorsqu'il s'agit de synthèses comme dans le tome 27 (1), oblige à décaler d'autres articles et revient à en réduire le nombre par fascicule. Afin de préserver la durée relativement courte de publication et la diversité des publications, une solution réaliste sera donc d'augmenter, dès que possible, le nombre de pages publiées par fascicule. Il s'en suivra une augmentation du nombre d'articles qui devrait être appréciable, notamment pour les abonnés.

Le 18 janvier dernier s'est réuni le Comité Éditorial. Un véritable débat a permis de dégager des décisions importantes, mentionnées dès maintenant dans les "instructions aux auteurs". Les versions anglaises abrégées, capitales pour sortir des limites hexagonales, doivent être parfaitement lisibles pour un anglophone, de même que les résumés, ce qui n'est malheureusement pas toujours le cas. D'où la nécessité de faire appel à un traducteur chargé de les vérifier et, même le cas échéant, d'assurer des traductions du français en anglais ou vice versa. Une telle collaboration évitera, par ailleurs, que la langue française soit un obstacle pour les collègues anglophones qui ne connaissent pas forcément d'homologues français. Il a été décidé, aussi, dans le prolongement de la réflexion menée dans l'éditorial du tome 26, sur l'objectivité dans le jugement des résultats de la recherche, de confier désormais aux referees des articles sous forme anonyme, le temps de l'analyse. Enfin, nous enverrons à chaque referee l'article qu'il a analysé dès sa publication, ce qui est légitime et qui constituera, de notre part dès le fascicule 1, une marque de reconnaissance.

Laurent PALKA et Patrick BLANDIN

Écologie remercie les Collègues qui ont aimablement collaboré à la publication du tome 26

P. ARPIN (MNHN, Brunoy), A. BAILLY (AFOCEL, Malissard), J. BARDAT (MNHN, Paris), M. BECKER (INRA, Champenoux), J.J. BRUN (CEMAGREF, Saint-Martin-d'Hères), J.P. CANCELA DA FONSECA (Laboratoire de Biologie Végétale et d'Écologie Forestière, Fontainebleau), E. CHAUVET (Centre d'Ecologie des Systèmes fluviaux, Toulouse), Ph. DAGET (CIRAD-EMVT, Montpelier), J. DAVID (CNRS, Gif-sur-Yvette), J.L. de BEAULIEU (CNRS, Marseille), J.M. DROUIN (MNHN, Paris), M. ECHAUBARD (INA, Paris), A. FAILLE (Université Paris 7, Fontainebleau), F. FLEURAT-LESSARD (INRA, Villenave d'Ornon), P.M. FORGET (MNHN, Brunoy), P.N. FRILEUX (Laboratoire de Biologie Végétale et Ecologie, Mont-Saint-Aignan), J. GENERMONT (Université Paris 11, Orsay), J.M. GILBERT (CEMAGREF, Nogent-sur-Vernisson), C. GIRARD (INA, Thiverval-Grignon), J.F. GUEGAN (MNHN, Paris), D. MC KEY, (CNRS/CEFE, Montpellier), Ph. MORAT (MNHN, Paris), G. OLIVER (Laboratoire de Zoologie et de Biologie, Perpignan), J.P. PASCAL (CNRS, Villeurbanne), G. PAUTOU (Université Joseph Fourier, Grenoble), S. RAMBAL (CNRS/CEFE, Montpellier), J.C. RAMEAU (ENGREF, Nancy), P. TESTARD (Université Paris 6, Paris), M. THERY (CNRS, Brunoy), M. USHER (Scottish Natural Heritage, Edinburgh, Écosse.

Source : MNHN

Écologie, t. 27 (1) 1996 : 5-34

LES PELOUSES CALCICOLES DU NORD-OUEST DE L'EUROPE (*BROMETALIA ERECTI* Br. Bl. 1936) : ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE*

Thierry DUTOIT & Didier ALARD

Université de Rouen, Laboratoire d'Écologie, UFR Sciences
76821 Mont-Saint-Aignan cedex, France.

SUMMARY
(review paper)

CHALK GRASSLANDS OF NORTH-WESTERN EUROPE (BROMETALIA ERECTI BR. BL, 1936) : A REVIEW.

In north-western Europe, chalk grasslands represent ecosystems with a high biological value, which have been the support of many descriptive and functional ecological researches. In this study, a synthetic review has been carried out on the experimental results in order to draw their common conclusions or their divergence points. Chalk grasslands can be considered in their majority as semi-natural areas where secondary plant successions are multi-directional and under the dependence of many present or ancient perturbations. The bearing of plant and insect diversity could be warrant by the existence of regular perturbations but their absence involve a spontaneous dynamic of the vegetation which at term, drives to the afforestation of the grasslands and an important loss of biodiversity. The realisation of different conservation management systems have been experimented everywhere in Europe but if a global consensus exists around the necessity to manage the grasslands by rotational management systems, attention is also paid to the need for connecting the different sites in a network for preventing the disappearance of certain species.

KEY WORDS : Chalk grasslands - Bibliography - Phytosociology - Plant succession - Phytoecology - Biodiversity - Perturbations, modelisation - Conservation management - Europe.

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

Dans le nord-ouest de l'Europe, les pelouses calcicoles sont des écosystèmes de grande valeur biologique ayant fait l'objet de nombreuses recherches écologiques descriptives et fonctionnelles. Après avoir réalisé une synthèse bibliographique des différents résultats expérimentaux, ce travail a pour objectif de dégager leurs conclusions communes ou leurs points de divergence. Les pelouses calcicoles sont ainsi considérées en grande partie comme des milieux semi-naturels dont les successions végétales secondaires sont multi-directionnelles et sous la dépendance de perturbations anciennes ou actuelles. Le maintien de la diversité végétale et entomologique des pelouses est assuré par l'existence de perturbations régulières dont l'absence entraîne une dynamique spontanée de la végétation conduisant à terme au boisement et à une perte importante de biodiversité. La mise en place de différents systèmes de gestion conservatoire a donc été expérimentée un peu partout en Europe. Aujourd'hui, si un consensus global existe autour de la nécessité de gérer les pelouses par des systèmes de gestion tournant, l'accent est cependant de plus en plus mis sur le besoin de connecter les sites au sein de réseaux afin de prévenir la disparition de certaines espèces.

MOTS CLÉS : Pelouses calcicoles - Bibliographie - Phytosociologie - Succession végétale - Phytoécologie - Biodiversité - Perturbation, modélisation - Gestion conservatoire - Europe.

* Manuscrit reçu le 23 octobre 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 18 janvier 1996

Source : MNHN

INTRODUCTION

En dépit d'une désignation d'une apparente précision, les pelouses calcicoles recouvrent une assez grande hétérogénéité pour que toute tentative de synthèse se doive préalablement de définir précisément les limites de celles-ci.

Si les pelouses calcicoles sont habituellement caractéristiques d'habitats thermophiles et xériques, elles se répartissent néanmoins sur tous les territoires biogéographiques de l'Europe et sur tous les étages de végétation, y compris alpin (GÉHU, 1984 ; ROYER, 1987). A l'échelle du nord-ouest de l'Europe (domaine sub-atlantique) apparaît cependant une certaine cohérence quant aux aspects chorologiques, écologiques et historiques relatifs à ces formations. Des affinités floristiques (WOLKINGER & PLANK, 1981 ; WILLEMS, 1982b ; ROYER, 1984), des utilisations anciennes similaires (WILLEMS, 1990) et des contextes socio-économiques communs (BALDOCK, 1991 ; BUXTON, 1991) peuvent ainsi expliquer une situation comparable quant à la dynamique successionnelle et la marginalisation de ces milieux.

Dans le nord-ouest de l'Europe, les pelouses calcicoles sont des formations à dominante herbacée, pauvres en arbres et arbustes, liées à des régions sèches à précipitation faible ou des biotopes caractérisés par un substrat calcaire et des pentes fortes (coteaux) généralement d'exposition méridionale. Elles sont surtout constituées de graminées et de nombreuses hémicryptophytes, de géophytes ou de thérophytes. Physionomiquement, elles se différencient dans certains cas des prairies par une végétation moins dense qui laisse par endroit le sol à nu. Les pelouses calcicoles représentent des reliques des biomes steppiques de l'Europe orientale, enrichis en éléments floristiques et faunistiques sub-méditerranéens (ROYER, 1984 ; WOLKINGER & PLANK, 1981). A ce titre, les pelouses calcicoles possèdent de multiples intérêts tant dans les domaines de la recherche scientifique (DUFFEY *et al.*, 1974 ; RORISON & HUNT, 1980 ; SMITH, 1980 ; HILLIER *et al.*, 1990, DUTOIT, 1995) que de la conservation de la nature (DUVIGNEAUD *et al.*, 1982 ; MAUBERT & DUTOIT, 1995 ; SUTHERLAND & HILL, 1995).

Les pelouses calcicoles ont fait l'objet de nombreux travaux depuis le XIX^{e} siècle, concernant des aspects très variés et dans des ouvrages et périodiques les plus divers. Si certaines synthèses bibliographiques ont déjà été réalisées, celles-ci apparaissent aujourd'hui anciennes (STOTT, 1970 ; ARLOT, 1979 ; MAUBERT, 1982) ou trop sectorielles (VAN DIJK, 1991 ; MAUBERT & DUTOIT, 1995). Certains ouvrages ont été consacrés entièrement aux pelouses calcicoles (LOUSLEY, 1969 ; SMITH, 1980) ou ont été réalisés dans un but de découverte pédagogique de ces écosystèmes (SANKEY, 1966). Un chapitre particulier est également accordé aux pelouses calcicoles dans certaines monographies traitant des différentes communautés végétales anglaises (TANSLEY, 1939 ; RATCLIFFE, 1977 ; RODWELL, 1994) ou des habitats pour l'avifaune (FULLER, 1982). Depuis quelques années, des colloques spécialisés sur ces milieux se multiplient et abordent des thèmes variés : phytosociologie (GÉHU, 1984), écologie (HILLIER *et al.*, 1990), avifaune (GORIUP *et al.*, 1991) et leurs implications en matière de gestion conservatoire (WELLS & MORRIS, 1970 ; DUFFEY & WATT, 1971 ; JERMY & STOTT, 1973 ; PETIT, 1984).

A l'heure où la biodiversité devient un enjeu d'importance, y compris dans les écosystèmes pastoraux (USHER, 1973 ; DUFFEY *et al.*, 1974 ; RORISON & HUNT, 1980 ; KRAHULEC *et al.*, 1995 ; MULLER, 1995a, b), il apparaît nécessaire de présenter une nouvelle synthèse concernant les acquisitions de la recherche dans divers domaines relatifs aux pelouses calcicoles (typologie, fonctionnement, modèles, biologie de la conservation...). Sur la base d'une recherche bibliographique couvrant tous les aspects fondamentaux et appliqués relatifs aux pelouses calcicoles, la sélection des références s'est faite à partir des principaux thèmes de recherches développés par les équipes d'Allemagne, de Belgique, de France, des Pays-Bas, du Royaume-Uni et de la Suède, pour l'essentiel, dans des périodiques scientifiques indexés aux inventaires bibliographiques classiques (*Current Contents, Pascal*).

TYPOLOGIE ET BIOGÉOGRAPHIE

Les pelouses calcicoles, même circonscrites au nord-ouest de l'Europe, sont des mosaïques végétales complexes (BOULLET, 1986) dont les éléments relèvent de diverses unités phytososiologiques. Ces mosaïques témoignent des liens floristiques entre les groupements de pelouses *sensu stricto* (classe des *Festuco-Brometea*) et un certain nombre d'autres classes phytosociologiques (FIG. 1), en fonction de la nature des relations qui relient les groupements (ROYER, 1987). Les variations sont d'ordre dynamique, qu'il s'agisse des stades successionnels préforestiers (DELELIS-DUSOLLIER, 1972 ; DE FOUCAULT & FRILEUX, 1979 ; DE FOUCAULT *et al.*, 1983 ; BOURNERIAS, 1984 ; BOULLET, 1989 ; BURGER, 1984 ; WATTEZ & DE FOUCAULT, 1984) où les groupements en contact sont essentiellement les ourlets des *Trifolio-Geranietea*, ou qu'il s'agisse des stades initiaux ou pionniers de pelouses thérophytiques ouvertes (DUVIGNEAUD *et al.*, 1970 ; RIVAS-MARTINEZ, 1977 ; WATTEZ, 1984 ; BOULLET, 1986, 1989 ; DE FOUCAULT & FRILEUX, 1988 ; GÉHU *et al.*, 1984c ; ROYER, 1977, 1984, 1987) qui concernent les groupements sur dalles ou éboulis des *Sedo-Scleranthetea.* Elles peuvent être également d'ordre anthropique, liées en particulier aux pratiques de gestion qui influencent des gradients de perturbations (fauche, pâture) ou de niveaux trophiques (fertilisation) conditionnant les liaisons floristiques des pelouses calcicoles avec les grou-

Source : MNHN

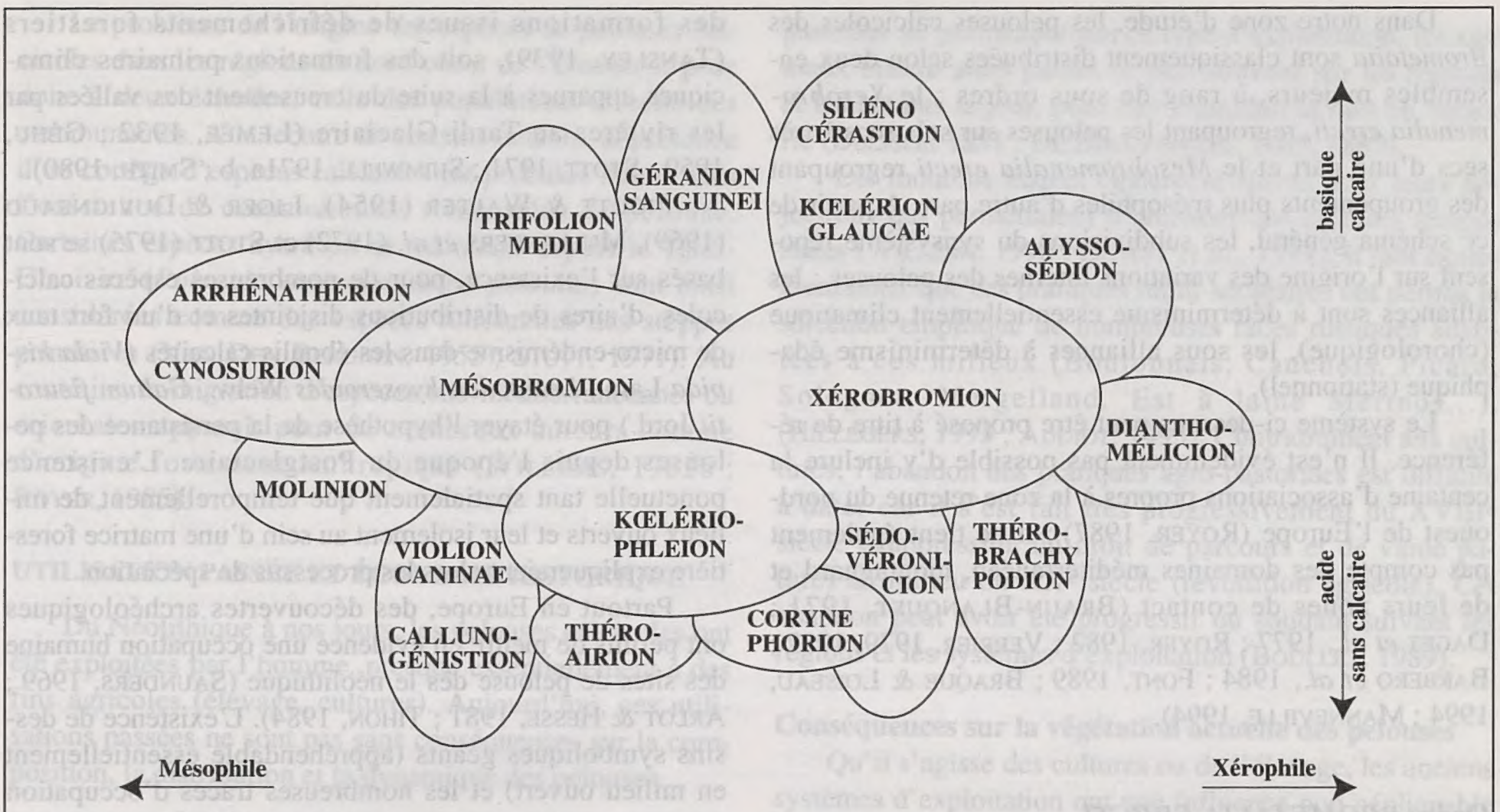


FIG. 1.– Schéma des relations entre les principales alliances des *Brometalia* et les autres alliances phytosociologiques en France et en Allemagne occidentale d'après ROYER (1987).

Shematic summary of the relationship between the principal alliances of Brometalia *and the other phytosociological alliances in France and occidental Germany from ROYER (1987).*

pements prairiaux améliorés des *Agrostio-Arrhenatheretea* (FRILEUX, 1977 ; BOULLET & WATTEZ, 1983 ; GÉHU *et al.*, 1984a ; WILLEMS, 1984 ; ROYER, 1985 ; BOULLET, 1986 ; DE FOUCAULT, 1989 ; ALARD, 1990 ; ALARD *et al.*, 1994 ; BANCE *et al.*, 1991). Si ces gradients sont des sources majeures de transformation des cortèges floristiques des pelouses calcicoles, ils ne constituent cependant pas des facteurs essentiels dans le déterminisme des variations au sein des associations des "*Festuco-Brometea*", lesquelles sont essentiellement d'origine chorologique, climatique et stationnelle (WOLKINGER & PLANK, 1981 ; WILLEMS, 1982b ; ROYER, 1984, 1985, 1987 ; BOULLET, 1986).

Les pelouses calcicoles du nord-ouest de l'Europe s'intègrent à la classe des *Festuco-Brometea* et plus précisement à l'ordre des *Brometalia erecti* qui regroupe les pelouses planitiaires à montagnardes à répartition occidentale voire subatlantique pour la zone retenue (ROYER, 1987). Ces pelouses ont fait l'objet de nombreux travaux concernant la science phytosociologique. Dès la première moitié du siècle, les monographies botaniques et phytogéographiques ont jeté les bases de la typologie des pelouses et noté leur spécificité d'habitats relictuels particulièrement riches en espèces (LAURENT, 1921 ; ALLORGE, 1922 ; DE LITARDIERE, 1928 ; GUINOCHET, 1932 ; LEMÉE, 1932, 1937 ; LUQUET, 1937 ; TOUTON & GODARD, 1949 ; JOVET, 1949). De nombreuses publications et monographies régionales (LIGER, 1952 ; FRILEUX, 1977 ; GÉHU & DE FOUCAULT, 1978 ; BOULLET, 1984 ; DUVIGNEAUD, 1984 ; VAN SPEYBROECK, 1984 ; MULLER, 1986 ; WATTEZ & BOULLET, 1990) ou inter-régionales (GUYOT, 1967 ; SHIMWELL, 1971a, b ; MAUBERT, 1978 ; WILLEMS, 1978 ; GAULTIER, 1989) ont étudié le domaine de variation de ces groupements. Différent aspects concernant le micro-endémisme taxonomique et syntaxonomique (LIGER & DUVIGNEAUD, 1969 ; STOTT, 1975) et les frontières phytogéographiques des *Festuco-Brometea* en Europe occidentale (VAN DEN BERGHEN, 1955 ; ROSE & GÉHU, 1964 ; ROSE, 1965 ; HUNDT, 1974 ; STOTT, 1975) ont également été soulignés.

L'ensemble de ces travaux qui constituent une base de données importante a permis la réalisation de synthèses phytosociologiques, à l'échelle d'une unité syntaxonomique (WILLEMS, 1982b ; ROYER, 1984, 1985) ou d'un domaine phytogéographique (BOULLET, 1986). La synthèse la plus récente (ROYER, 1987), à l'échelle du continent européen permet de proposer un synsystème précis qui constitue la base admise actuellement par les phytosociologues et les gestionnaires. Ces synthèses ont également permis de constituer des systèmes typologiques de références pour les gestionnaires dans le cadre d'inventaires européens (programme CORINE land cover) ou des directives communautaires (Directive Habitat CEE 92/43/CEE sur la conservation de la nature).

Source : MNHN

Dans notre zone d'étude, les pelouses calcicoles des *Brometalia* sont classiquement distribuées selon deux ensembles majeurs, à rang de sous ordres : le *Xerobromenalia erecti*, regroupant les pelouses sur sols secs à très secs d'une part et le *Mesobromenalia erecti* regroupant des groupements plus mésophiles d'autre part. A partir de ce schéma général, les subdivisions du synsystème reposent sur l'origine des variations internes des pelouses : les alliances sont à déterminisme essentiellement climatique (chorologique), les sous alliances à déterminisme édaphique (stationnel).

Le système ci-dessous peut être proposé à titre de référence. Il n'est évidemment pas possible d'y inclure la centaine d'associations propres à la zone retenue du nord-ouest de l'Europe (ROYER, 1987) ; il ne tient également pas compte des domaines méditerranéen, montagnard et de leurs zones de contact (BRAUN-BLANQUET, 1971 ; DAGET *et al.*, 1977 ; ROYER, 1982 ; VERRIER, 1979, 1982 ; BARBERO *et al.*, 1984 ; FONT, 1989 ; BRAQUE & LOISEAU, 1994 ; MANNEVILLE, 1994).

Ordre *BROMETALIA ERECTI*

Ss ordre Mesobromenalia erecti

Alliance *Mesobromion* Europe atlantique continentale sauf scandinavie (GÉHU *et al.*, 1984c ; BOULLET, 1986 ; WILLEMS, 1982b ; ROYER, 1985)

Ss alliance *Seslerio-Mesobromenion* sur sols rendzines (sub montagnard)

Eu-Mesobromenion sur sols profonds

Teucrio-Mesobromenion sur sols superficiels

Alliance *Gentiano-Avenulion* Iles Britaniques et Scandinavie (SHIMWELL, 1971a, b ; WILLEMS, 1978 ; SJÖGREN, 1988)

Ss ordre *Xerobromenalia erecti*

Alliance *Xerobromion*

Ss alliance *Eu-Xerobromenion* essentiellement planitiaire (ROYER, 1984)

Ss alliance *Seslerio-Xerobromenion* submontagnard

En Angleterre, d'autres classifications ont été proposées pour hiérarchiser les pelouses. Ces classifications isolent 14 communautés de pelouses calcicoles à partir de leur distribution géographique (BLACKWOOD & TUBBS, 1970 ; KEYMER *et al.*, 1990), du climat, du sol, du type de gestion et de certaines espèces caractéristiques (RODWELL, 1990, 1994).

ORIGINE ET UTILISATION PASSÉE

FORMATION ET ORIGINE DES PELOUSES

La question de l'origine des pelouses calcicoles a fait l'objet de nombreuses hypothèses faisant de celles-ci, soit des formations issues de défrichements forestiers (TANSLEY, 1939), soit des formations primaires climaciques apparues à la suite du creusement des vallées par les rivières au Tardi-Glaciaire (LEMÉE, 1932 ; GÉHU, 1959 ; STOTT, 1971 ; SHIMWELL, 1971a, b ; SMITH, 1980).

PIGOTT & WALTER (1954), LIGER & DUVIGNEAUD (1969), MULLENDERS *et al.* (1972) et STOTT (1975) se sont basés sur l'existence, pour de nombreuses espèces calcicoles, d'aires de distributions disjointes et d'un fort taux de micro-endémisme dans les éboulis calcaires (*Viola hispida* Lam., *Leontodon hyoseroides* Welw., *Galium fleurotii* Jord.) pour étayer l'hypothèse de la persistance des pelouses depuis l'époque du Postglaciaire. L'existence ponctuelle tant spatialement que temporellement de milieux ouverts et leur isolement au sein d'une matrice forestière expliqueraient alors les processus de spéciation.

Partout en Europe, des découvertes archéologiques ont permis de mettre en évidence une occupation humaine des sites de pelouse dès le néolithique (SAUNDERS, 1969 ; ARLOT & HESSE, 1981 ; TIHON, 1984). L'existence de dessins symboliques géants (appréhendable essentiellement en milieu ouvert) et les nombreuses traces d'occupation permanente (habitations, limites parcellaires, chemins, tombes, tumulus…) seraient autant de preuves de l'existence de milieux ouverts dès cette époque (SMITH, 1980).

Des recherches phytosociologiques menées sur des pelouses calcicoles abandonnées ont abouti à des conclusions convergentes à partir d'observations de terrain mettant en évidence l'existence d'une plus ou moins grande stabilité de certaines communautés herbacées face à la colonisation arborée. Les pelouses mésophiles, occupant les pentes douces et se boisant rapidement, seraient ainsi plutôt d'origine anthropique, tandis que les lambeaux de pelouses xériques recouvrant les pentes les plus abruptes seraient plutôt naturelles et pourraient être à ce titre considérées comme primaires ou climaciques (FRILEUX, 1966). Dans le nord-ouest de l'Europe, cette séparation correspondrait globalement aux alliances phytosociologiques du Mésobromion et du Xérobromion (DE LITARDIERE, 1928 ; LEMÉE, 1937 ; DELELIS-DUSOLLIER, 1972 ; DE FOUCAULT & FRILEUX, 1988).

Face à cette problématique, des analyses palynologiques dans les tourbières situées au bas des coteaux ont été préconisées par ROSE (1965) et réalisées par BUSH & FLENLEY (1987) et BUSH (1993) au Royaume-Uni. Bien que le transport du pollen soit limité à de courtes distances pour les espèces herbacées, leurs résultats montrent que si depuis le Postglaciaire (-9460+80 BP), des espèces de milieux herbacées coexistent sur les coteaux calcaires, la composition floristique de ces pelouses a cependant connu de grandes variations depuis 11 400 ans. Enfin, il semblerait que les actions de l'homme (gestion des troupeaux) ont permis le maintien des formations de pelouses durant les périodes boisées du Pré-Boréal et du Boréal.

Source : MNHN

Le problème de l'origine des espèces de pelouses calcicoles dans les régions du nord-ouest de l'Europe se pose donc à deux échelles, celle des populations et celle des communautés. A la lecture de certains auteurs, la présence d'un cortège d'espèces calcicoles est probable même sans l'existence de communautés structurées de pelouse. Certaines espèces ayant pu se maintenir depuis le Tardi-Glaciaire (*Polygala amarella, Stipa pennata*) sont ainsi considérées comme des espèces relictuelles des steppes primitives (VAN DEN BERGHEN, 1955 ; STOTT, 1971). Au contraire, la migration d'espèces sub-méditerranéennes ou orientales apparaît pour de nombreux auteurs comme d'origine fortement anthropique (WILLEMS, 1982b ; ROYER, 1985).

UTILISATION PASSÉE ET ÉCOLOGIE HISTORIQUE

Du Néolithique à nos jours, les pelouses calcicoles ont été exploitées par l'homme, presque essentiellement à des fins agricoles (élevage, cultures). Aujourd'hui, ces utilisations passées ne sont pas sans conséquences sur la composition, la distribution et la dynamique des pelouses.

Eléments pour une histoire de l'occupation des sols

Suite aux défrichements préhistoriques dont nous n'avons quasiment aucune trace, les pelouses calcicoles ont été cultivées ou utilisées pour l'élevage.

En France comme en Belgique les premières cultures sont mentionnées dès l'Antiquité avec une prépondérance de la vigne durant tout le Moyen-Âge en Normandie, Picardie, Lorraine et même en Belgique (TIHON, 1984). Au contraire, en Angleterre, les pelouses ont été surtout mises en cultures durant les guerres napoléoniennes (1792-1801). Devant le peu de rendement de ces terres, ces pratiques cessèrent au bout d'un demi-siècle. Les champs furent à nouveau abandonnés puis pâturés extensivement par des moutons. De nombreuses pelouses ont été à nouveau retournées depuis la Seconde Guerre Mondiale (CORNISH, 1954 ; SMITH, 1980 ; RATCLIFFE, 1984). En Europe continentale, la Première Guerre Mondiale marquera un coup d'arrêt aux pratiques culturales du fait de l'apparition de nouvelles cultures pour lesquelles les sols pierreux des coteaux sont inappropriés (pomme de terre) et de la disparition d'une main-d'oeuvre importante (DEMANGEON, 1905 ; SION, 1909 ; DUTOIT *et al.*, 1994).

L'utilisation des pelouses calcicoles pour l'élevage semble avoir débuté dès le Néolithique avec la domestication et l'extension du pâturage ovin à partir des zones méditérranéennes (-5000 BP) (TIHON, 1984). Le pâturage était généralement pratiqué soit sous forme itinérante avec parcage des animaux la nuit dans des enclos mobiles, soit en communaux, le berger gardant les troupeaux des différents exploitants (SMITH, 1980 ; DUVIGNEAUD *et al.*, 1982). Quand les pelouses étaient cultivées, le morcellement des parcelles ne permettant pas ce type d'exploitation, les animaux étaient alors gardés le plus souvent par les femmes et les enfants le jour, pour être reconduit la nuit en bergerie (DELISLE, 1851 ; DE BEAUREPAIRE, 1865, 1889).

Les moutons étaient également élevés pour leurs déjections qui permettaient d'amender des cultures temporaires (WILLEMS, 1990 ; DUTOIT *et al.*, 1994). Il faut également noter que ces pratiques multi-séculaires ont permis la sélection empirique de nombreuses races rustiques adaptées à ces milieux (Boulonnais, Cauchois, Picard, Solognot, Mergelland, Est à laine Merinos...). (HILLEGERS, 1993 ; AUDIOT, 1995). Contrairement aux cultures, l'abandon des pratiques agro-pastorales est difficile à dater car il s'est fait très progressivement du XVIII^{e} siècle (Suppression du droit de parcours et de vaine pâture) au milieu du XX^{e} siècle (révolution agricole). Cet abandon peut avoir été progressif ou soudain suivant les régions et les systèmes d'exploitation (BOULLET, 1989).

Conséquences sur la végétation actuelle des pelouses

Qu'il s'agisse des cultures ou de l'élevage, les anciens systèmes d'exploitation ont une influence non négligeable sur la végétation actuelle des pelouses calcicoles.

L'existence d'anciens labours est notamment attestée par la présence sur le terrain de murets délimitant les parcelles, de bornes cadastrales, de terrasses sur les pentes abruptes ou encore de talus d'épierrements en rognons de silex (ALLORGE, 1922 ; CROMPTON & SHEAIL, 1975). Les pelouses à *Bromus erectus*, où cohabitent de nombreuses espèces comme *Muscari sp.*, *Allium sp.*, *Calendula arvensis et Physalis alkekengi* marqueraient l'existence d'anciens vignobles (LAURENT, 1921). La pratique de l'élevage peut être attestée dans les pelouses actuelles par la forte contribution d'espèces refusées lors des périodes de pâturage (*Eryngium campestre, Origanum vulgare*) ou d'espèces nitratophiles dans les anciennes zones de repos (*Urtica dioïca, Cirsium eriophorum, Solanum dulcamara...*) (LEMÉE 1937 ; LUQUET 1937 ; JOVET 1949).

Au delà des modifications géomorphologiques et de la valeur bio-indicatrice de certaines espèces végétales, il est aujourd'hui clairement démontré que la composition et la dynamique des pelouses calcicoles sont plus sous la dépendance des pratiques de gestion anthropique que la résultante d'un équilibre entre des processus d'immigration et d'extinction (GIBSON, 1986). De plus, dans le cas des pelouses calcicoles, il est intéressant de noter que les impacts des différentes utilisations humaines se ressentent encore sur la dynamique spontanée de la végétation même après de nombreuses années d'abandon. Ainsi, contrairement aux très vieilles zones de parcours, les labours anciens sont marqués par des cortèges floristiques plus pauvres (CORNISH, 1954) et se boisent plus vite indépendamment de leur niveau actuel de fertilité (DUTOIT & ALARD, 1995a). Certains facteurs comme le

Source : MNHN

pâturage par les lapins, la distance des parcelles par rapport aux sources de semences forestières ou encore le temps écoulé depuis l'abandon, pondèrent cependant les effets des anciennes pratiques (WELLS *et al.*, 1976).

L'étude des relations entre les utilisations passées et la végétation actuelle des pelouses calcicoles a donné naissance à un nouveau domaine de recherches écologiques encore appelé "écologie historique" dont les objectifs et méthodes ont été définis par SHEAIL (1980). De nombreux travaux dans ce domaine ont ainsi confirmé l'étroite dépendance qui existe entre les pratiques agricoles passées et la végétation (SHEAIL, 1979, 1982 ; BRUYNSEELS & VERMANDER, 1984 ; SHEAIL, 1984 ; BOCK, 1986 ; BOULLET 1989). Actuellement les recherches en écologie historique vont plus loin et montrent que les systèmes de gestion conservatoire doivent s'inspirer des anciens modes d'exploitation pour sauvegarder la biodiversité de milieux façonnés par l'homme depuis de nombreux siècles (DOLMAN & SUTHERLAND, 1991,1992). A terme, ce type d'étude devrait aussi permettre de modéliser les dynamiques végétales post-culturales ou post-pastorales en fonction des données historiques et de la composition floristique actuelle des différentes pelouses (GIBSON & BROWN, 1991).

DYNAMIQUE SUCCESSIONNELLE DES PELOUSES

Les dynamiques successionnelles végétales des pelouses calcicoles ont été analysées classiquement par deux types d'approche. La première, surtout le fait d'auteurs anglo-saxons (TANSLEY, 1922 ; THOMAS, 1960 ; WATT, 1981a, b) est basée sur l'observation dans le temps de modifications de la végétation d'une station (approche directe ou diachronique) tandis que la seconde (ALLORGE, 1922 ; ELLENBERG, 1963 ; BRAUN-BLANQUET, 1928) est basée sur l'analyse des variations spatiales de la structure et de la composition floristique de communautés végétales présentes à un instant donné dans un espace plus ou moins homogène (approche indirecte ou synchronique). Dans ce chapitre, les successions végétales secondaires établies sur substrat calcaire seront appréhendées au travers d'études diachroniques ou synchroniques descriptives. Les aspects fondamentaux des dynamiques successionnelles seront essentiellement traités à partir d'études menées sur les pelouses calcicoles. Pour les autres aspects, référence doit être faite aux analyses bibliographiques réalisées régulièrement sur les successions végétales (CLEMENTS, 1916 ; CONNEL & SLATYER, 1977 ; LEPART & ESCARRE, 1983 ; MAC COOK, 1994).

ÉTUDES DIACHRONIQUES

Les premières descriptions des successions autogéniques sur substrat calcaire remontent aux études de TANSLEY & ADAMSON (1925) qui ont suivi pendant 11 ans (1909-1920) la colonisation par la végétation d'un substrat calcaire nu en présence ou en l'absence (exclos) de l'action de pâturage des lapins. Le suivi de ces exclos sera repris en 1936 par HOPE-SIMPSON (1940,1941b) permettant ainsi une observation sur 25 ans.

Leurs résultats montrent que la végétation qui colonise directement les sols établis sur substrat calcaire peut être divisée en deux groupes, d'une part les espèces pionnières oligotrophes et calcicoles et d'autre part, des espèces rudérales indépendantes du niveau de fertilité, habituellement adventices des cultures (TANSLEY, 1922). De nombreuses mousses sont également présentes (*Seligeria calcarea*, *Campothecium lutescens*). Ces groupements apparaissent cependant comme transitoires et sont remplacés après 16 ans de suivi soit par des pelouses dominées par *Carex flacca* et *Festuca rubra* dans les zones pâturées par les lapins, soit par des fourrés à *Crataegus monogyna*, *Rosa canina* et *Cornus sanguinea* dans les exclos (HOPE-SIMPSON, 1940 ; LOCKET, 1945). Les formations de pelouses sont alors considérées comme des "plagioclimax" ou "subclimax" (CLEMENTS, 1916) créés et stabilisés par un facteur détournant, ici le pâturage des lapins (HOPE-SIMPSON, 1941b).

L'importance du pâturage des lapins ou d'autres herbivores domestiques, dans le détournement de la succession sera également confirmé beaucoup plus tard par des observations similaires menées pendant six ans dans des quadrats exclus du pâturage ovin (GIBSON & BROWN, 1991,1992). Rejoignant les résultats d'écologie historique (WELLS *et al.*, 1976), les observations menées sur différents quadrats placés dans de nombreuses pelouses d'Angleterre (TANSLEY & ADAMSON, 1925,1926) montrent qu'en l'absence de pâturage, d'autres facteurs comme l'éloignement de la lisière forestière, peuvent conduire à la formation de pelouses denses dominées par des graminées sociales telles *Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*, *Arrhenaterum elatius* ou encore *Dactylis glomerata*.

En pelouse calcicole mésophile, toutes les successions devraient conduire, dans des intervalles de temps plus ou moins long, à des boisements (FIG. 2). Mais l'action des herbivores sauvages et indirectement de l'homme (troupeaux, défrichements) apparaît ici comme primordiale pour expliquer l'existence de phases de résistance.

Si les études diachroniques permettent des observations très fines sur l'évolution des communautés végétales, la petite échelle d'observation ne permet pas cependant une généralisation des résultats contrairement aux études synchroniques menées sur des échelles d'espaces beaucoup plus vastes.

Source : MNHN

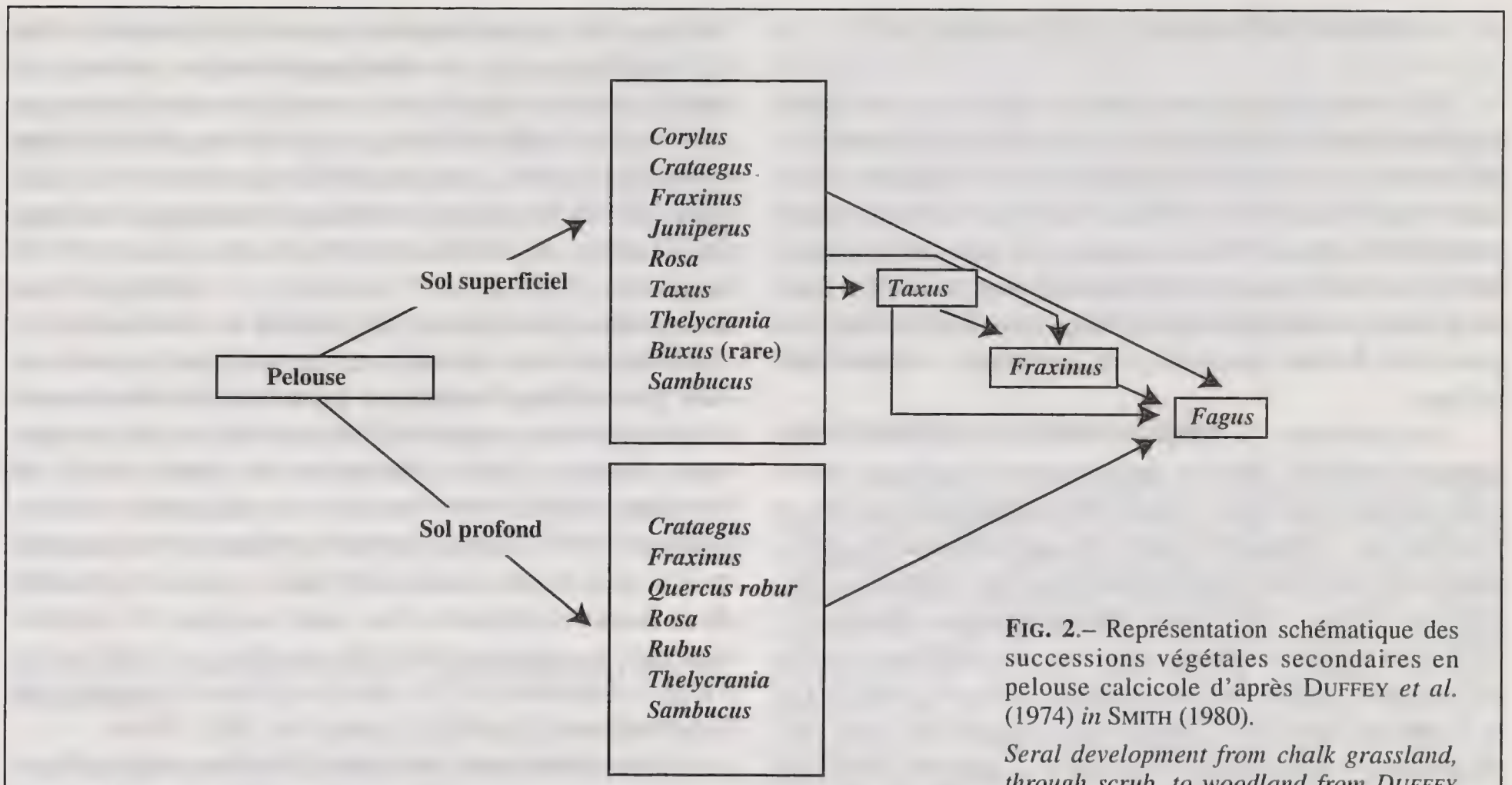


FIG. 2.– Représentation schématique des successions végétales secondaires en pelouse calcicole d'après DUFFEY *et al.* (1974) *in* SMITH (1980).

Seral development from chalk grassland, through scrub, to woodland from DUFFEY et al. *(1974) in* SMITH *(1980).*

ÉTUDES SYNCHRONIQUES

Les travaux de typologie phytosociologique ont très tôt utilisé la démarche synchronique pour l'analyse des dynamiques de végétation (DELPECH, 1989). L'accent est mis ici sur la stratification d'un échantillonnage de relevés, à l'échelle d'une région et non plus d'une parcelle, à l'aide de certains invariants ou, au contraire, de gradients écologiques, pour appréhender des phénomènes à forte inertie. Si cette approche a été bien formalisée par les utilisations de la démarche structuraliste et de l'approche systémique (DE FOUCAULT, 1984), elle a surtout donné lieu en milieux calcicoles, à des études sur les séries évolutives herbagères sous les effets de l'intensification (DE FOUCAULT, 1989 ; ALARD, 1990).

Quelques travaux ont néanmoins abordé les dynamiques successionnelles de groupements calcicoles par voie synchronique. Les groupements calcicoles, organisés en mosaïques horizontales sur des espaces isopotentiels, sont ainsi interprétés comme des éléments d'une même série dynamique à des stades différents de la succession. L'analyse des relations spatiales entre groupements de pelouses, fruticées et forêts, permet alors de pronostiquer les relations temporelles (DELELIS-DUSOLLIER, 1972 ; BOULLET, 1986, 1989 ; DE FOUCAULT & FRILEUX, 1988).

Deux groupes de travaux peuvent être distingués, en fonction d'approches plutôt floristique et physionomique ou plutôt structurale. Les études floristiques ont mis en général l'accent sur une apparente convergence floristique des pelouses abandonnées, notamment par l'émergence de faciès de végétation paucispécifiques. Ces faciès représentent des stades dynamiques constants et ils sont interprétés à des degrés divers, comme des ourlets en nappe ou des phases de blocage (GÉHU *et al.*, 1984a ; BOULLET, 1986 ; 1989 ; ALARD, 1990 ; BANCE *et al.*, 1991). Si ces faciès concernent un petit nombre d'espèces herbacées (brachypodaie, bromaie, arrhenateraie) ou ligneuses (juniperaie), l'apparente homogénéisation physionomique masque une grande hétérogénéité floristique, témoin des stades initiaux (WATTEZ & DE FOUCAULT, 1984).

L'approche structurelle a tenté de dégager des modèles de dynamiques basés sur l'analyse des communautés végétales, de leurs mosaïques spatiales et des espèces colonisatrices. De telles études ont ainsi permis d'observer : une baisse de diversité et d'équitabilité des pelouses abandonnées depuis plusieurs dizaines d'années (ALARD *et al.*, 1994) ; des modèles de dynamiques contrastées aboutissant à des mosaïques progressives (associant pelouses, ourlets, fruticées, bosquets) ou télescopées ; des faciès de fruticées directement liés au passé post-pastoral par l'envahissement de refus épineux ou résineux (BOULLET, 1986).

De manière générale, ces travaux descriptifs permettent d'appréhender les dynamiques et d'avancer des interprétations de celles-ci. Ils mettent l'accent sur la nécessité d'une approche fonctionnelle concernant à la fois les données autécologiques des espèces colonisatrices ou pionnières et le rôle des référentiels spatiaux et temporels dans l'établissement de ces dynamiques.

Source : MNHN

FONCTIONNEMENT ÉCOLOGIQUE

La connaissance des mécanismes de successions passe non seulement par la description des interactions entre les différentes communautés végétales se succédant, mais aussi par la compréhension des stratégies adaptatives et compétitives des différentes espèces au sein des tapis herbacés. De nombreuses recherches ont donc été menées sur les pelouses calcicoles afin de déterminer les facteurs responsables de leur structure et de leur grande richesse spécifique.

La présence, la fréquence et la distribution des espèces végétales dans les écosystèmes de pelouses calcicoles semblent de plus en plus être considérées comme le résultat de l'interaction entre les caractéristiques physiques des milieux, les perturbations et les stratégies compétitives (GRIME, 1977) et/ou démographiques (BARBAULT, 1992) des espèces végétales. Les facteurs abiotiques particulièrement étudiés dans les pelouses calcicoles sont le sol et le microclimat dont l'action conjuguée définit pour partie les niches écologiques disponibles. Certaines stratégies trophiques ou compétitives comme la mycorhization et la télétoxie semblent avoir également une importance non négligeable dans la composition et la structure des communautés herbacées de pelouses.

LES FACTEURS ABIOTIQUES : SOL ET MICROCLIMAT

Les pelouses calcicoles possèdent en commun un substrat calcaire capable de libérer dans le sol, le calcaire actif nécessaire à la différenciation de cette végétation. Au terme de calcicole, on a quelquefois préféré celui de "calcaricole" en rapport avec la teneur en carbonate de calcium dans le sol. En effet, le calcaire n'agit pas seulement par la présence de calcium, responsable du caractère "calcicole", mais aussi par celle du carbonate qui induit de nombreux effets biogéochimiques (BOCK, 1986).

Cinq niveaux géologiques renferment des terrains susceptibles de donner naissance à une végétation calcicole (le Jurassique moyen et supérieur, le Crétacé supérieur, l'Eocène, l'Oligocène et le Miocène) (SMITH, 1980 ; BOULLET, 1986). La plupart des sols développés sur ces différents substrats calcaires appartiennent à la famille des rendzines (DUCHAUFOUR, 1960) encore appelées aujourd'hui rendosols dans le système du Groupe d'Étude des Problèmes de Pédologie Appliquée (ASSOCIATION FRANÇAISE POUR L'ÉTUDE DES SOLS, 1992). Les différentes caténas de sols se développant à partir d'un substrat calcaire ont été particulièrement bien étudiées et synthétisées dans de nombreuses publications (BALME, 1953 ; PERRIN, 1956 ; GÉHU-FRANCK, 1959 ; PIGOTT, 1962, 1970 ; LLOYD & PIGOTT, 1967 ; SHIMWELL, 1971a, RAMEAU, 1973).

Au delà de l'évolution pédologique de ces sols, c'est surtout l'influence de l'ion calcium sur la présence ou l'absence de certaines espèces qui a été recherchée. Il est en effet bien connu, que les plantes récoltées sur sols calcaires présentent une teneur en calcium plus élevée que celle des sols acides (PASSAMA, 1970 ; PAUL, 1975 ; TOSCA & LABROUE, 1981). Cette teneur élevée résulte d'une augmentation de la capacité d'échange cationique racinaire sous l'effet du pH basique (PASSAMA, *et al.*, 1973). Cependant, si les termes "calcicoles" et "calcifuges" sont acceptables pour classer les plantes en fonction de la teneur des sols en calcaire actif, ce sont des facteurs souvent plus variés et complexes qui président effectivement à l'exclusion des calcicoles des pelouses acides et vice-versa (GRIME, 1963a ; GRUBB *et al.*, 1969 ; PAUL & RICHARD, 1968,1969 ; RORISON & ROBINSON, 1984 ; RORISON, 1990). Ainsi, GUITTET & PAUL (1974) montrent qu'à la quantité de calcaire actif vient s'ajouter l'influence de la teneur en éléments fins, pour expliquer la distribution des associations des *Brometalia* (> 5 %) et des *Festuco-Sedetalia* (< 5 %) dans les pelouses xérophiles de Fontainebleau (GUITTET & LABERCHE, 1972, 1974).

L'interaction entre les facteurs édapho-topographiques et les facteurs micro-climatiques peut expliquer l'apparition ou la disparition de certaines espèces (PERRING, 1958). Selon GRIME (1963b), si la faible croissance des espèces calcicoles est prioritairement due à la faible quantité d'éléments nutritifs dans le sol, c'est surtout durant les périodes de sécheresse que l'élimination de ces espèces a lieu. Une étude diachronique (26 ans) menée dans les pelouses sèches de l'île de Öland en suède (ROSEN, 1995) montre que l'existence d'un cycle de sécheresse estivale (7-10 ans) cause la disparition d'espèces herbacées et l'arrêt de la colonisation des pelouses par le Genévrier commun. HOPKINS (1978) et STAMPFLI (1995) considèrent cependant, que même si les stress hydriques imprévisibles sont des facteurs importants pour l'abondance et la composition floristique des pelouses calcicoles, les fluctuations engendrées restent temporaires et moins importantes que celles dûes aux effets de la gestion et notamment de la fauche ou du pâturage.

Le déterminisme climatique de la répartition des communautés et de certaines espèces de pelouses a été appréhendé par des études de chorologie tant aux échelles macroclimatiques (BOULLET, 1986 ; ROYER, 1987) que mésoclimatiques (BOURNÉRIAS & PRELLI, 1970). Le microclimat jouerait quant à lui, un rôle particulièrement important dans la répartition des espèces et la structure des communautés en fonction de l'orientation des coteaux calcaires (PERRING, 1960). En Angleterre, les pelouses d'exposition sud et sud-ouest recoivent ainsi une irradiation solaire plus importante, responsable d'une élévation annuelle des températures de 2,4°C dans le sol et 2,9°C dans l'air, par rapport à des pelouses exposées au nord ou au nord-est (RORISON *et al.*, 1986a). A fertilité égale, ce sont surtout les sécheresses chroniques qui limitent

Source : MNHN

l'abondance d'*Arrhenaterum elatius* sur les coteaux d'exposition sud car, au contraire de *Festuca ovina*, cette espèce est moins apte pour absorber les éléments minéraux (phosphore) durant ces périodes (GRIME & CURTIS, 1976 ; RORISON *et al.*, 1986b). De plus, l'enracinement des graminées est généralement beaucoup plus faible que celui des dicotylédones (ANDERSON, 1927 ; JACQUEMART & LELOUP, 1956).

Les conditions hydriques plus tamponnées qui règnent sur les pelouses d'exposition nord sont ainsi responsables d'une baisse de la diversité végétale des pelouses en liaison avec la prédominance d'herbacées sociales (*Carex flacca*, *Arrhenatherum elatius*, *Bromus erectus*) qui occupent les espaces de sol nu favorables à la régénération de nombreuses annuelles (PERRING, 1959 ; HUTCHINGS, 1983).

LES FACTEURS BIOTIQUES : MYCORHIZATION ET TÉLÉTOXIE

92 % des espèces de pelouses calcicoles sont mycorhizées (STELZ, 1968). Comparé aux autres formations végétales, ce chiffre est relativement élevé et peut être expliqué par le caractère xérique des sols de pelouses. Ce fort taux de mycorhization accroît la diversité végétale des pelouses en augmentant la biomasse des espèces subordonnées à celles dont le recouvrement domine la canopée herbacée (GRIME *et al.*, 1987). La mycorhization est en effet à l'origine d'une meilleure nutrition des dicotylédones (*Medicago lupulina*) en phosphore et azote contrairement au cas des graminées (*Festuca ovina*, *Arrhenaterum elatius*) (GAY *et al.*, 1982). L'infection provient des mycéliums de champignons établis dans le sol qui créent un véritable réseau entre les plantes (BIRCH, 1986 ; BIRCH *et al.*, 1990). La mycorhization permet donc la création de niches distinctes en réduisant les phénomènes de compétition interspécifique (ZOBEL & MOORA, 1995). Les graminées sociales sont désavantagées par l'immobilisation du carbone dans le réseau de filaments myceliens. A long terme, l'apport et la concentration de nutriments par les champignons va cependant favoriser l'apparition de celles-ci car leurs graines, après une longue attente dans un sol infertile, vont trouver des conditions idéales pour germer (GRIME, 1990).

D'autres relations biotiques comme la télétoxie peuvent expliquer la distribution des espèces au sein des pelouses. GUYOT & MASSENOT (1950) montrent que ce n'est pas l'absence de graines de thérophytes dans le sol qui explique la rareté des annuelles dans les brachypodaies du nord de la France. Cependant, bien que l'envahissement des pelouses par le brachypode soit responsable de la disparition de nombreuses espèces (PAUL, 1977), il n'exerce aucune action allélopathique par l'intermédiaire de ses secrétions racinaires. Ce sont en effet, certaines dicotylédones bien représentées dans les communautés de pelouses (*Hieracium pilosella*, *Achillea millefolium*, *Origanum vulgare*, *Thymus serpyllum*, *Picris hieracioides*...), qui vont être capables d'inhiber la germination et la croissance de plantules d'espèces annuelles (BECKER & GUYOT, 1951 ; GUYOT, 1967 ; BECKER *et al.*, 1957). L'action télétoxique du thym est confirmée par PAUL (1970) et identifiée comme un des facteurs limitant la distribution de certaines plantes des pelouses xérophiles calcaires.

LES STRATÉGIES VÉGÉTALES

Les premières études relatives aux pelouses calcicoles ont surtout concerné la description de leur composition floristique, puis l'établissement de typologies reflètant les variations des paramètres écologiques (DELPECH, 1989). Aujourd'hui, ces approches peuvent être renouvelées par l'émergence de concepts modernes de l'écologie des peuplements liés aux perturbations et aux groupes fonctionnels (KEDDY, 1990). Ces groupes peuvent être définis comme des groupes d'espèces ayant un rôle ou un comportement similaires pour un processus écologique indépendamment de leur appartenance taxonomique. Une fois les groupes fonctionnels définis, la dynamique des communautés peut être analysée par rapport à un processus donné en relation avec les diversités fonctionnelle et taxonomique.

Dans cette partie, les groupes fonctionnels présents en pelouse calcicole seront appréhendés par le modèle des stratégies végétales (GRIME, 1977 ; GRIME *et al.*, 1988), basé sur l'existence d'un nombre limité de traits biologiques pour caractériser un groupe particulier. Dans les pelouses calcicoles, ont été particulièrement étudiées les stratégies de régénération des annuelles (dormance, germination) et les stratégies de croissance des espèces pérennes (croissances racinaire et foliaire). La dynamique de ces communautés a été souvent analysée en rapport avec des processus d'abandon ou d'intensification (fertilisation) des pratiques agricoles pour déboucher sur des propositions de modèles intégrant les paramètres abiotiques des sites de pelouses (sol, climat), les stratégies végétales et les perturbations (amplitude, fréquence).

Stratégies de régénération et persistance des graines dans le sol

Dans un article de référence mené sur les stocks de graines contenus dans les sols de divers milieux naturels, THOMPSON & GRIME (1979) identifient quatre types de banque de graines en fonction de leur viabilité et de leur capacité à occuper les espaces de sol nu (FIG. 3). Dans les pelouses calcicoles, la plupart des espèces possèdent des graines de viabilité transitoire (type I, II) exceptées quelques espèces adventices (GRUBB, 1976 ; MILBERG,

Source : MNHN

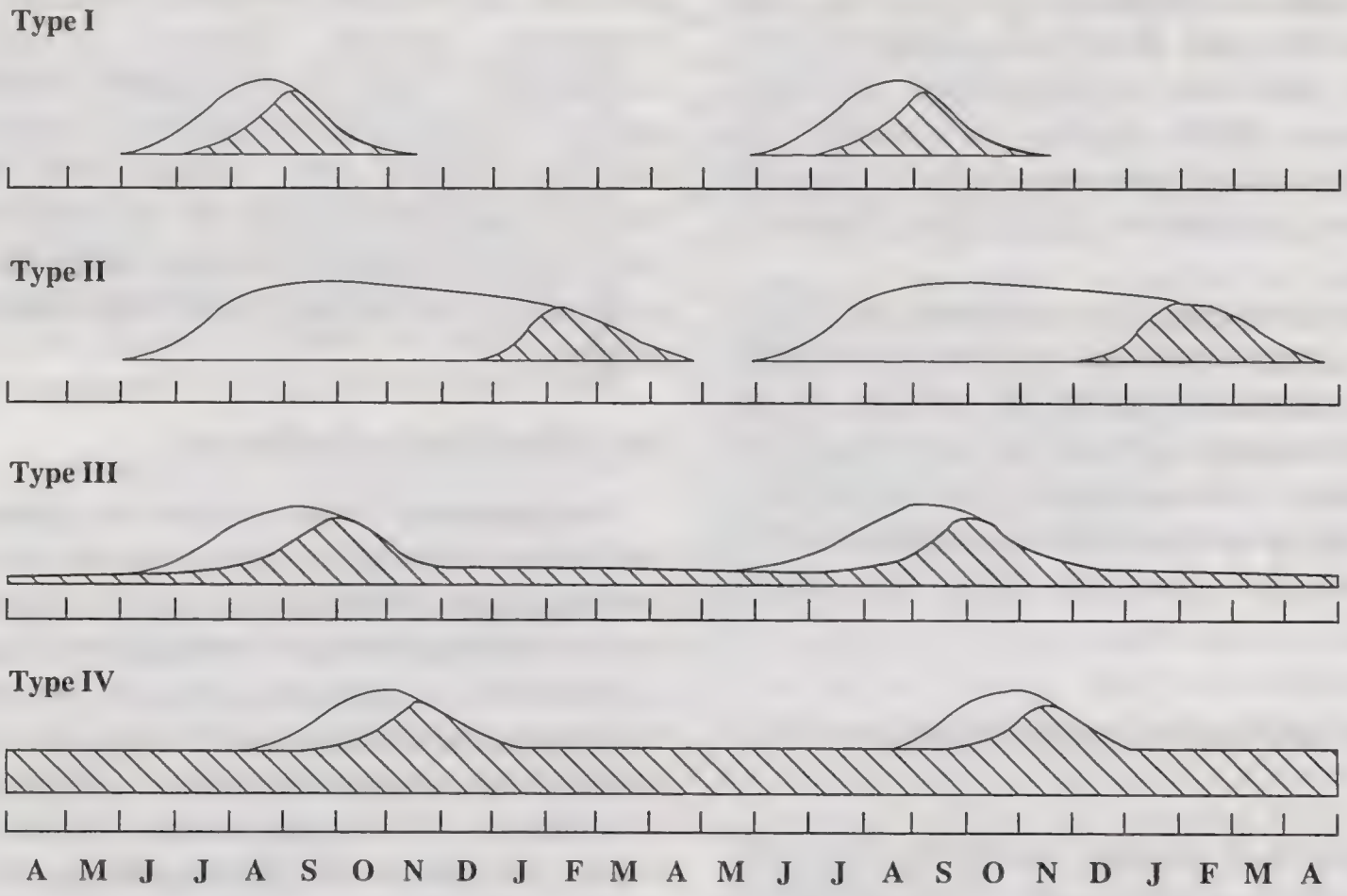


FIG. 3.– Diagramme schématique des différentes banques de graines rencontrées dans les régions tempérées. En hachure, graines capables de germer immédiatement en laboratoire après échantillonnage sur le terrain (banque transitoire). En blanc, graines viables mais incapables de germer immédiatement (banque permanente). Type I : Herbacées annuelles et pérennes des habitats secs (pelouses calcaires) ou perturbés. Type II : Herbacées annuelles et pérennes colonisant les espaces de sol nu dans la végétation au début du printemps. Type III : Espèces germant principalement en automne, mais possédant une petite banque de graines permanentes. Type IV : Herbacées annuelles, pérennes et arbustes avec d'importantes banques de graines permanentes. D'après THOMPSON & GRIME (1979).

Diagrammatic representation of the four types of seed bank encountered in temperate countries. Shaded areas : seeds capable of germinating immediately after removal to suitable laboratory conditions. Unshaded areas : seeds viable but not capable of immediate germination. Type I : annual and perennial grasses of dry (chalk grasslands) or disturbed habitats. Type II : annual and perennial herbs colonizing vegetation gaps in early spring. Type III : species mainly germinating in the autumn but maintaining a small persistent seed bank. Type IV : annual and perennial herbs and scrubs with large persistent seed banks. From THOMPSON & GRIME (1979).

1992 ; GUGERLI, 1993). Le taux de mortalité des graines est également important et peut atteindre jusqu'à 70-90 % pour certaines espèces annuelles (VAN TOOREN, 1990a ; MILBERG, 1994). Cette faible viabilité des semences est à l'origine d'une différence marquée entre la composition des banques de graines et celle de la végétation (JEFFERSON & USHER, 1987 ; GRAHAM & HUTCHINGS, 1988a) à l'exception des très vieilles pelouses de parcours (POSCHOLD & JACCKEL, 1993 ; WILLEMS, 1995).

Au cours des successions végétales secondaires en pelouse calcicole, ce contraste s'accroît avec l'accumulation dans la banque de graines d'espèces adventices et l'absence de germinations d'espèces ligneuses (DONELAN & THOMPSON, 1980 ; DUTOIT & ALARD, 1995b ; MILBERG, 1995). La persistance des graines de certaines espèces (*Origanum vulgare, Carex flacca*) au niveau des différents stades de la succession pourrait également être expliquée par l'activité d'ingestion spécifique des vers de terre, leurs déplacements verticaux et horizontaux (THOMPSON *et al.*, 1994 ; WILLEMS & HUIJSMAN, 1994). Ces résultats d'études synchroniques ont été récemment confirmés par HENDRY *et al.* (1995) qui montrent que seulement 18 % des espèces initialement présentes dans la banque de graines d'une pelouse calcicole sont encore capables de germer après avoir été enterrées pendant 32 ans.

La banque de graines des pelouses calcicoles est un mauvais indicateur prédictif de son évolution (MILBERG, & PERSSON, 1994) et présente peu d'intérêt pour la restauration de pelouses diversifiées (BULLOCK *et al.*, 1994 ; SCHOPP-GUTH *et al.*, 1994). Ce phénomène est d'autant plus accentué que les graines de la plupart des espèces de pelouses calcicoles sont dispersées seulement sur des distances de 0.3 à 3.5 m maximum (VERKAAR *et al.*, 1983b) et que la pluie de graines qui atteint les pelouses calcicoles est surtout composée d'espèces rudérales (JEFFERSON & USHER, 1989). Il faut donc faire appel à d'autres facteurs

Source : MNHN

pour expliquer la grande diversité végétale des pelouses calcicoles et le turn-over important qui existe dans la composition annuelle des phytocénoses (MILBERG & HANSSON, 1994). Selon RUSCH (1988, 1992) et RUSCH & FERNANDEZ-PALACIOS (1995), la germination des espèces de pelouses calcicoles dépendrait de nombreux facteurs dont le climat (sécheresse, humidité), la viabilité des graines, les stratégies de germination et les perturbations (pâturage).

Cette conclusion découle de nombreuses études qui ont montré que la germination des annuelles est inhibée par la présence d'une strate herbacée modifiant le microclimat des pelouses (KING, 1975 ; SILVERTOWN, 1980a, b), notamment le rapport rouge/infrarouge (SENDEN *et al.*, 1986 ; PONS, 1991 ; VAN TOOREN & PONS, 1988) ou au contraire, qu'elle est augmentée par la création d'espaces de sols nus d'origine anthropique (VERKAAR *et al.*, 1983a ; HILLIER, 1990) ou naturelle comme les fourmilières (KING, 1976, 1977a, b, c). Ces résultats doivent cependant être pondérés par les différentes stratégies développées par les espèces pour faire face aux instabilités spatiales et temporelles des pelouses (VERKAAR & SCHENKEVELD, 1984 a, b, c ; KELLY, 1989a, b, c) ou l'action des espèces voisines comme certaines phanérogames (RYSER, 1993) et surtout les Bryophytes.

Les écosystèmes de pelouses contiennent de nombreuses espèces de bryophytes et de lichens dont la répartition dépend de facteurs stationnels (pente, orientation, sol) et de facteurs liés à la couverture végétale (WATSON, 1918 ; CORNISH, 1954 ; WATSON, 1960, FRÖBERG, 1988 ; DURING, 1990). Sous les faciès pâturés par les lapins, les couvertures bryophytique et lichénique sont plus importantes que dans les pelouses abandonnées (HOPE-SIMPSON, 1941a ; FRILEUX *et al.*, 1972 ; BOULLET, 1989). Cependant, depuis l'abandon du pâturage, de nombreuses espèces disparaissent. Dans les pelouses hollandaises, entre 1953 et 1983, les lichens ont ainsi totalement disparu et la richesse spécifique en bryophytes a nettement diminué. Seules des espèces de litières comme *Rhytidiadelphus squarrosus* et *Brachythecium rutabulum* profitent alors de la fermeture des pelouses calcicoles par les graminées sociales (WATT, 1957 ; DURING & WILLEMS, 1986).

La biomasse des bryophytes peut atteindre 0.6T/ha et augmente avec le taux d'humidité, selon un gradient qui va des pelouses abandonnées aux pelouses pâturées avec des valeurs intermédiaires pour des pelouses fauchées ou brûlées une fois par an (VAN TOOREN, 1988a). La décomposition des mousses a surtout lieu en été et apporte des quantités de nutriments non négligeables aux phanérogames des pelouses (VAN TOOREN *et al.*, 1988). Si aucune succession entre différentes espèces de bryophytes n'a été observée entre 1984 et 1986 dans une pelouse calcicole hollandaise (VAN TOOREN *et al.*, 1987), la strate muscinale a cependant une influence complexe sur la distribution et la germination des graines (AUSTIN, 1968a). Si la prédation des graines peut être réduite de 30 à 70 % dans les taches de bryophytes (VAN TOOREN, 1988b), les germinations sont cependant inférieures de 30 % par rapport aux espaces de sol nu, vraisemblablement du fait de la réduction de la lumière incidente, d'une baisse du rapport rouge/infrarouge ou d'une action allélopathique des mousses (DURING *et al.*, 1984 ; KEIZER *et al.*, 1985 ; VAN TOOREN *et al.*, 1985 ; VAN TOOREN, 1990b).

Stratégies de croissance et productivité des pelouses

Dans certaines phytocénoses calcicoles, la dominance des espèces pérennes sur les annuelles et les bisannuelles peut être attribuée à trois facteurs qui sont une capacité plus importante des espèces pérennes à utiliser les ressources du milieu, l'élévation du niveau trophique et l'absence de perturbations de la canopée herbacée suite à l'abandon des pratiques d'exploitation (fauchage, pâturage). Certaines espèces pérennes comme les orchidées ont également développé des stratégies attentistes leur permettant de perdurer dans des environnements défavorables (pelouse dense, fourré).

La plupart des graminées sociales (*Bromus erectus*, *Brachypodium pinnatum*, *Arrhenaterum elatius*) sont plus aptes à exploiter les ressources du sol (azote, phosphore, eau) et de l'air (lumière, CO_2) respectivement grâce à un allongement racinaire et une croissance foliaire plus importantes (GRUBB, 1982 ; MITCHLEY, 1988a, b ; BOBBINK *et al.*, 1989 ; SYDES, 1984). Cependant dans les communautés herbacées la lumière ne constitue pas le principal facteur limitant, les phénomènes de compétition entre les espèces pérennes sont essentiellement trophiques et ont surtout lieu au niveau des racines (AL-MUFTI *et al.*, 1977 ; SYDES & GRIME, 1984 ; TILMAN, 1985 ; MORTIMER, 1992).

La dominance des graminées sociales peut être entraînée par un apport externe d'azote qui a été chiffré en Hollande à 50kg/ha/an (BOBBINK, 1991 ; WILLEMS & BOBBINK, 1990 ; WILSON *et al.*, 1995). La pollution atmosphérique est également responsable d'autres apports comme celui de sulfures (VAN DAM *et al.*, 1990). Si l'apport d'azote est favorable à la productivité des pelouses (MILTON & DAVIES, 1947 ; SMITH *et al.*, 1971 ; GREEN, 1972 ; SCOPPOLA *et al.*, 1984 ; O'DONNOVAN & JEFFREY, 1990), il en résulte cependant une baisse de la richesse et de la diversité spécifique (HUBER, 1994). Une augmentation de 80 % de la biomasse du brachypode entraîne ainsi une diminution de 50 % de la diversité spécifique des pelouses hollandaises (BOBBINK & WILLEMS, 1987). Cette baisse de la diversité est à relier avec une diminution de l'hétérogénéité des pelouses (WILLEMS *et al.*, 1993) et de la lumière reçue au niveau du sol (MITCHLEY & WILLEMS, 1995).

L'abandon du pâturage conduit à une évolution similaire (Fig. 4) car les espèces pérennes sont plus aptes à

Source : MNHN

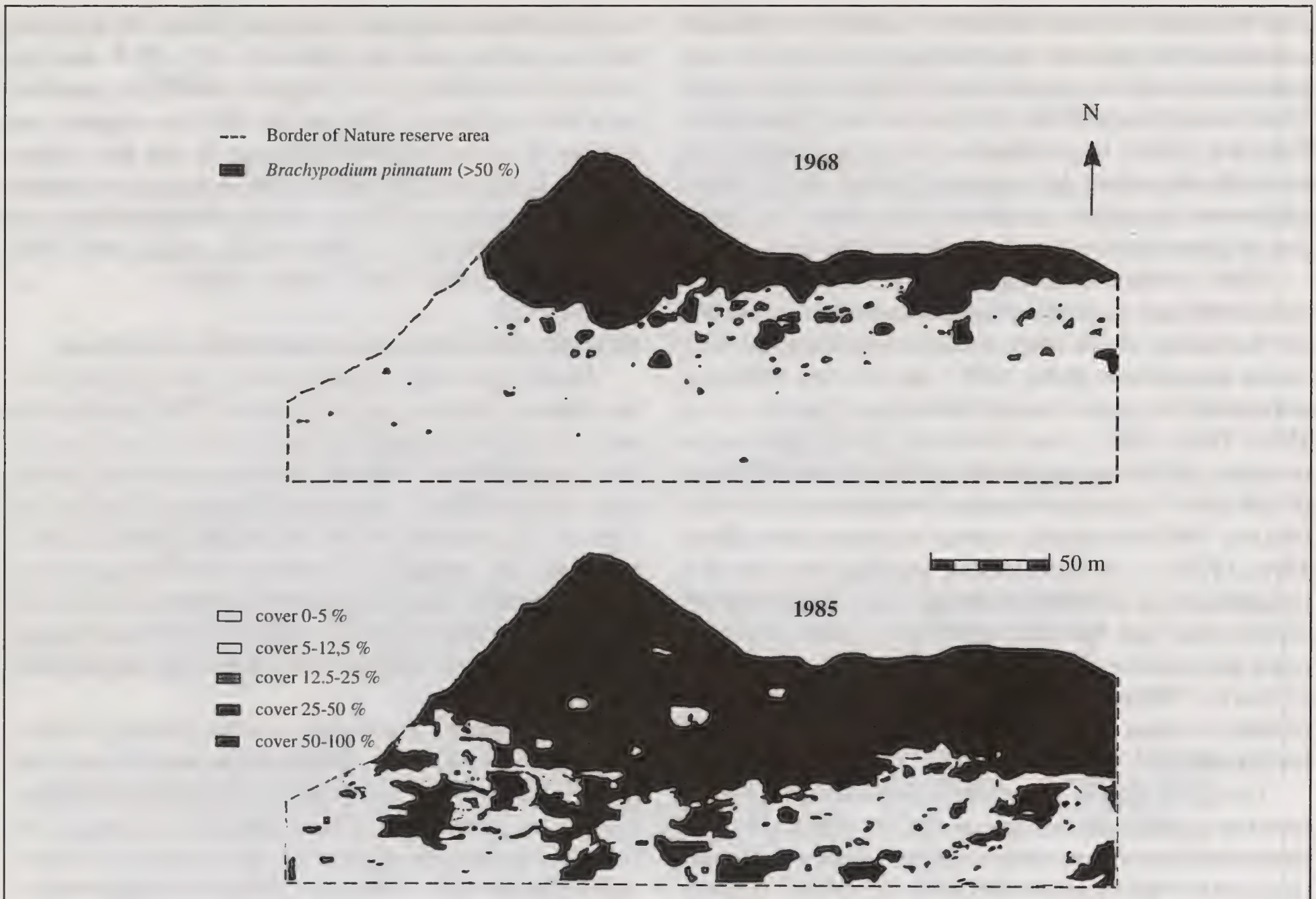


FIG. 4.– Recouvrement de *Brachypodium pinnatum* dans la réserve de Wrakelberg (Pays-Bas) en 1968 et 1985 d'après WILLEMS & BOBBINK (1990).

Distribution of Brachypodium pinnatum at Wrakelberg (Holland) in 1968 and 1985. From WILLEMS & BOBBINK (1990).

coloniser les espaces de sol nu (MITCHLEY & GRUBB, 1986) à partir d'un étalement latéral des touffes (MITCHLEY, 1990). A terme, la biomasse et la nécromasse des pelouses augmentent (WILLIAMSON, 1976), accentuant d'autant plus les modifications micro-climatiques au niveau du sol (BOBBINK, 1989).

Parmi les espèces pérennes, les orchidées occupent une place à part dans les études démographiques menées sur les pelouses calcicoles. Ce sont en effet des espèces cibles (rares) vis-à-vis des objectifs de gestion conservatoire mais dont la biologie reste en grande partie inconnue (WELLS & WILLEMS, 1991). Les orchidées, comme *Spiranthes spiralis* sont classiquement des espèces à éclipses dont les tubercules peuvent passer plusieurs années sous terre sans fleurir (WELLS, 1967a ; WILLEMS, 1989). Leur floraison est en effet sous la dépendance de nombreux facteurs comme les conditions climatiques et la mycorhization. Dans les pelouses calcicoles, les populations d'orchidées comme *Orchis simia* sont fondées à partir d'un seul pied mère (WILLEMS, 1982a ; WILLEMS & BIK, 1991) et leur stratégie de survie est basée sur le maintien de plusieurs cohortes.

L'embroussaillement des pelouses est responsable de la disparition d'*Orchis militaris* dans les pelouses calcicoles anglaises (FARREL, 1991) mais pour des espèces comme *Ophrys apifera* (WELLS & COX, 1991) ou *Ophrys sphegodes* (HUTCHINGS, 1990), il est difficile de faire le lien entre les effets de la gestion conservatoire et les phénomènes pluriannuels de dormance des tubercules. Le pâturage ovin peut être également responsable de dommages importants sur 10 à 30 % des populations d'orchidées suivant les espèces et les régimes de pâturage (WELLS, 1969a ; WELLS & COX, 1991). Si le pâturage bovin hivernal a entraîné le déclin d'une population

Source : MNHN

d'*Ophrys sphegodes* entre 1975 et 1979 dans une pelouse calcicole anglaise, le rétablissement du pâturage ovin depuis 1981 a permis de nouveau une croissance du nombre de pieds entre 1982 et 1987 (HUTCHINGS, 1987a, b ; WAITE & HUTCHINGS, 1991).

A l'opposé des stratégies de régénération développées par les espèces à vie courte (annuelles, bisannuelles), les espèces pérennes des pelouses calcicoles ont donc développé des stratégies de croissance se traduisant par une meilleure utilisation des ressources du sol (eau, éléments minéraux) ou de l'air (lumière, CO_2). Si la régénération des espèces annuelles semble en grande partie assurée par un niveau trophique bas et des perturbations régulières, la persistance des espèces pérennes semble d'autant plus importante que les perturbations sont plus espacées et le niveau trophique plus élevé. Au sein des pelouses calcicoles certaines populations comme les orchidées ont développé des stratégies particulières pour survivre dans des pelouses denses, mais l'impact de la gestion sur ces populations demande encore de nombreuses recherches tant sur la dynamique des populations (études démographiques diachroniques) que sur leur biologie (GRUBB, 1990). De même, au delà de la richesse bryophytique des pelouses, il importe de continuer les recherches sur leur influence dans la régénération des espèces herbacées.

Une perturbation particulière : le lapin

Une perturbation peut être définie comme tout événement, relativement discret dans le temps, désorganisant la structure de l'écosystème, de la communauté, ou de la population, modifiant les ressources, la disponibilité du substrat, ou l'environnement physique (GRIME, 1979). Les études des perturbations en pelouses calcicoles ont toujours été orientées pour être applicables à la gestion conservatoire de ces écosystèmes. Dans ce paragraphe, nous traiterons donc essentiellement des perturbations autres que celles utilisées dans les systèmes de gestion conservatoire (feu, pâturage, fauchage, débroussaillage, étrépage...) en nous limitant essentiellement aux effets particulièrement importants du pâturage des lapins sur les phytocénoses.

Le lapin (*Oryctolagus cuniculus*) est un mammifère sauvage considéré quelquefois comme étant à l'origine de la formation des pelouses calcicoles et à leur maintien (HOPE-SIMPSON, 1940). Son action sur les communautés de pelouses calcicoles a été suivie en France par des études synchroniques (BOULLET, 1986) et en Angleterre par des études diachroniques à l'échelle de la parcelle (WATT, 1957, 1962, 1981a, b ; THOMAS, 1960, 1962).

Après 38 années (1936-1974) de suivi de la végétation dans des exclos installés dans des pelouses calcicoles broutées par des lapins, WATT (1981a, b) montre que le surpâturage d'une pelouse calcicole s'accompagne d'une baisse de la richesse spécifique. Après 20 et 38 ans les exclos se sont enrichis de 12 puis de 17 espèces non présentes dans la partie pâturée et d'autre part, la structure des deux communautés est radicalement différente. Dans la partie pâturée, la composition de la pelouse est réduite aux refus et à quelques espèces appétentes nanifiées formant une pelouse très rase et très ouverte. Au contraire dans les exclos, la pelouse est composée d'une mosaïque de taches de *Festuca ovina* et *Hieracium pilosella* dont la dynamique (allélopathie, recouvrement) va favoriser ou limiter l'installation de *Bromus erectus*.

A l'échelle de l'Angleterre, la diminution du nombre des lapins suite à l'épidémie de myxomatose va globalement être à l'origine d'une augmentation de la richesse spécifique des pelouses et du nombre des floraisons (orchidées), mais suite à l'abandon du pâturage de nombreux ligneux vont s'implanter, conduisant à terme, au boisement spontané des pelouses (THOMAS 1960,1962). Le pâturage des lapins a quelquefois été considéré comme un palliatif du pâturage ovin pour la conservation des pelouses calcicoles mais son impact sur les phytocénoses reste très différent (DAVIS *et al.*, 1993).

Le pâturage des lapins réduit la hauteur de la pelouse à un tapis de 1à 2,5 cm de hauteur au lieu de 5 à 10 cm dans le cas d'un pâturage ovin (TANSLEY & ADAMSON, 1925). Souvent son action se limite aux pelouses rases où quelquefois apparaissent des zones surpâturées (faciès bryolichénique). Au contraire, d'autres zones fermées ne sont pas visitées (BOULLET, 1989). Le lapin ne broute pas les mêmes espèces que le mouton et il s'attaque plus aux ligneux empêchant toute colonisation par des feuillus ou des résineux (LANIER, 1976). Une densité de lapins de 25-50/ha peut réduire de 25 % la biomasse végétale, ce qui est comparable à une pression de pâturage de 2,5 moutons/ha.

Si l'action des lapins (BOULLET, 1986) peut être à l'origine du maintien de certaines pelouses, son utilisation dans une optique de gestion conservatoire s'avère problématique. Le contrôle de cette espèce par prélèvements cynégétiques ou par la myxomatose est en effet aléatoire alors qu'une surpopulation locale est une menace permanente (THOMAS, 1962). La gestion des pelouses par le lapin doit donc s'accompagner d'un suivi permanent et de mesures complémentaires (plan de chasse).

Les modèles de diversité

L'étude des stratégies végétales et des perturbations en pelouse calcicole a conduit à réunir de nombreuses observations décrivant le remplacement des espèces, ou analysant des processus précis (germination, dormance, dissémination, croissance...). En l'absence d'une théorie générale unifiée, certains auteurs ont tenté de replacer ces observations dans des modèles fonctionnels correspondant à la dynamique des pelouses étudiées. Si PALMER (1994) recense plus de 120 tentatives de modélisation pour expliquer les variations de richesse spécifique dans différentes communautés végétales, pour les pelouses calcicoles, ses

Source : MNHN

propositions restent limitées à quelques modèles centrés autour de la théorie de la niche de régénération (GRUBB, 1977), les stratégies végétales des espèces vis-à-vis des perturbations (GRIME, 1974) et le modèle du carrousel (VAN DER MAAREL & SYKES, 1993).

GRUBB (1977) explique la forte richesse végétale des pelouses calcicoles comme le résultat d'une régénération permanente d'espèces dont certaines caractéristiques (habitat, phénologie, forme, régénération) sont considérées comme des dimensions particulières de la niche des espèces. Cette théorie n'est cependant pas confirmée actuellement par certains travaux comme ceux de SILVERTOWN (1983, 1988) et SILVERTOWN & LAW (1987) qui montrent que les phénomènes d'exclusion compétitive et la séparation des niches ne sont pas des phénomènes importants au sein des pelouses calcicoles. De même, MAHDI & LAW (1987) affirment que la distribution des espèces au sein des pelouses calcicoles est fonction de leur capacité à se régénérer par voie végétative et que la compétition intra-spécifique a donc plus d'importance que la compétition inter-spécifique et la séparation des niches (BOUXIN & DEFLANDRE, 1989 ; BOUXIN & GAULTHIER, 1979, 1982 ; MAHDI *et al.*, 1989).

En rapport avec l'intensité ou le type de perturbations, GRIME (1977) identifie trois types de stratégies (rudérale, stress-tolérante, compétitive) qui permettent de classer certaines espèces de pelouse calcicole en fonction de certains traits (allocation des ressources à la production des graines, durée de vie, forme, etc...) mais il n'explique pas la dynamique observée au niveau temporel. Les travaux de VAN DER MAAREL & SYKES (1993) montrent que dans les pelouses pâturées homogènes et pauvres en éléments minéraux et en eau, beaucoup d'espèces peuvent virtuellement coloniser tous les micro-sites et que leur régénération se fait donc dans des patrons d'échelles spatio-temporelles variées (VAN DER MAAREL, 1988 ; RUSCH, 1992 ; RUSCH & VAN DER MAAREL, 1992).

L'application de cette théorie du "carrousel" a pour l'instant été testée avec succès dans différentes communautés herbacées d'Europe et d'Amérique du Nord (SYKES *et al.*, 1994).

Les pelouses calcicoles sont de plus en plus vues comme des mosaïques de taches dont le maintien est lié aux perturbations qui s'expriment à différentes échelles spatio-temporelles. La persistance des communautés de pelouse et de leur cortège floristique dépendrait ainsi en grande partie des perturbations mais aussi des stratégies des espèces végétales. En intégrant les perturbations extérieures aux groupements végétaux (pâturage), le modèle du carrousel s'adapte parfaitement aux dynamiques observées dans des pelouses perturbées régulièrement. Cependant, en l'absence de cette exploitation, l'évolution des pelouses devrait théoriquement conduire au boisement, confirmant ainsi l'hypothèse du rapport des ressources élaborée par TILMAN (1985, 1988).

GESTION CONSERVATOIRE

Face à la réduction des surfaces de pelouses consécutivement à l'intensification des pratiques culturales (GREEN, 1990, WILLEMS, 1990) ou à leur évolution spontanée après abandon (JEFFERSON & USHER, 1986 ; USHER & JEFFERSON, 1990), les principes de la gestion conservatoire des pelouses calcicoles ont été posés par WELLS dès 1965 et consistent généralement en des opérations de rajeunissement des successions secondaires (WELLS, 1969b, 1973 ; 1980 ; DUFFEY & WATT, 1971 ; NATURE CONSERVANCY COUNCIL, 1982 ; WILLEMS, 1984 ; DELESCAILLE *et al.*, 1991 ; HOPKINS, 1991 ; MAUBERT & DUTOIT, 1995). La plupart des opérations de gestion conservatoire sont basées sur le maintien de la biodiversité des communautés (VAN DER MAAREL, 1971 ; GRIME, 1980, 1990) mais de plus en plus, les opérations de gestion s'orientent également vers la conservation de peuplements ou de populations spécifiques nécessitant des connaissances plus approfondies sur la biologie des espèces (HODGSON, 1990).

Si de nombreuses informations sont disponibles sur l'impact des opérations de gestion sur les phytocénoses ou l'entomocénose épigée, en revanche peu d'informations concernent la pédofaune (HODDA & WANLESS, 1994a, b ; DECAENS *et al.*, 1995), l'avifaune (LECOMTE & VOISIN, 1991 ; PORTER *et al.*, 1991) ou les mammifères (MACLEAN, 1990). La nécessité de gérer les pelouses calcicoles est maintenant admise par la majorité des scientifiques mais la question de classification de sites prioritaires d'interventions reste entière (AUSTIN, 1968b ; SMITH, 1969 ; GÉHU *et al.*, 1984b ; NOIRFALISE & DETHIOUX, 1984 ; BOULLET, 1987) de même que l'impact négatif que peut avoir l'ouverture des sites au public (CHAPPEL *et al.*, 1971 ; STREETER, 1971 ; CANAWAY, 1980 ; USHER, 1988).

LE FEU

Longtemps considéré comme ayant une action néfaste sur la composition et la dynamique des communautés végétales, le feu doit cependant être considéré comme un outil de gestion extensif des pelouses calcicoles car il a été employé traditionnellement depuis des centaines d'années (DUVIGNEAUD *et al.*, 1982).

Cependant, si son utilisation répétée peut être à l'origine d'une amélioration de la valeur minérale et fourragère des pelouses (LLOYD, 1971 ; METAILIE, 1981), elle peut être également à l'origine d'une baisse drastique de la richesse spécifique des phytocénoses calcicoles (DUFFEY *et al.*, 1974) comme de l'entomocénose (MORRIS, 1975). De plus, à long terme, le feu favorise la dynamique

Source : MNHN

d'envahissement du brachypode qui peut être considéré comme une pyrophyte (ZIMMERMANN, 1979 ; VABRE & PEREZ-CHACON, 1985). La pratique du brulis pour la conservation de pelouses calcicoles riches en espèces ne peut être considérée comme un outil d'entretien. Dans des conditions bien particulières, il pourrait cependant être utilisé dans une optique de restauration de vieilles pelouses abandonnées (LLOYD, 1968, 1972).

FAUCHAGE ET DÉBROUSSAILLAGE

Bien que la majorité des pelouses calcicoles du nord-ouest de l'Europe ait jadis été exploitée par le pâturage (WOLKINGER & PLANK, 1981 ; DUVIGNEAUD *et al.*, 1982 ; WILLEMS, 1990), de nombreux systèmes de gestion conservatoire font appel à des opérations de fauchage ou de débroussaillage pour le maintien de pelouses calcicoles diversifiées en espèces végétales et en espèces d'insectes.

Le fauchage apparaît à court terme comme un substitut intéressant au pâturage pour de petites réserves. Dans des pelouses hollandaises, des coupes régulières (2 passages annuels pendant 5 ans) ont ainsi permis une augmentation de la diversité et un arrêt de l'invasion des graminées sociales sans perte d'espèces (BOBBINK & WILLEMS, 1991, 1993). Après une étude diachronique de 15 ans, RYSER *et al.*, (1995) montrent que la différence dans le nombre d'espèces entre différents régimes de gestion est dépendante de l'échelle d'investigation. Le maintien de pelouses diversifiées à petite échelle nécessite un fauchage régulier mais celui-ci est plus favorable à la richesse spécifique si il est pratiqué annuellement où tous les deux ans, plutôt que deux fois par an. A plus long terme (22 ans), le fauchage des pelouses avec retour des produits de coupe n'occasionne pas non plus d'élévation significative du niveau de fertilité du sol (RIZAND *et al.*, 1989). Des coupes régulières permettent ainsi de créer des prairies de fauche aussi riches que les pelouses pâturées, mais de structure différente (WELLS, 1971 ; GREEN, 1980). D'autres éléments comme le coût de la gestion mécanisée ou sa compatibilité avec la topographie des sites doivent alors être pris en considération par le gestionnaire (DELESCAILLE *et al.*, 1995). Se pose cependant le problème de la périodicité des interventions mécaniques et de leur époque d'application par rapport à la phénologie des espèces végétales (GIRARD, 1984 ; KRATOCHWILL, 1984) et au cycle biologique des insectes pollinisateurs (LACK, 1982). De nombreux travaux sont disponibles sur l'impact du fauchage sur différentes communautés d'insectes : Hétéroptères (MORRIS & LAKHANI, 1979 ; MORRIS, 1981a, b), Hyménoptères (CHEVIN & BRUNEL, 1985), Coléoptères (MORRIS & RIPSIN, 1987 ; MORRIS & RIPSIN, 1988) et Lépidoptères (THOMAS, 1990 ; HOFMANS & DELESCAILLE, 1992). Si dans de nombreux cas le fauchage est préférable à l'abandon (MORRIS & PLANT, 1983 ; DELESCAILLE *et al.*, 1991), l'installation d'un système de gestion rotatif, basé sur des différences dans la nature, la périodicité et les échelles d'intervention (FIG. 5) semble avoir un meilleur

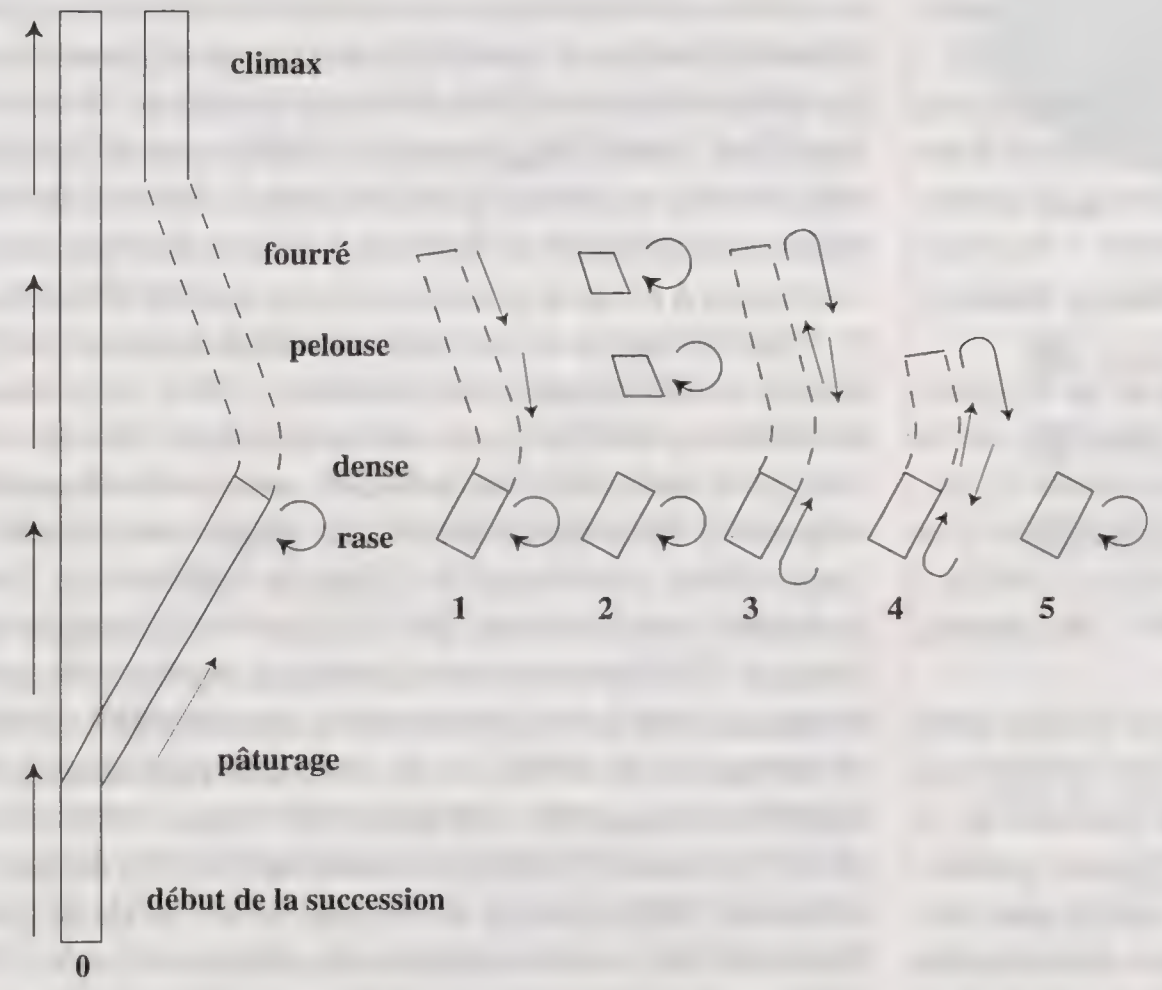


FIG. 5.– Diagramme schématique représentant les successions naturelles ou gérées dans les pelouses calcicoles. (0) Succession naturelle ou déviée par le pâturage. (1) Restauration de pelouses rases à partir des fourrés et entretien par une gestion annuelle. (2) Gestion théorique de pelouses rases, denses et de fourrés. (3) Conservation de pelouses rases, denses et de fourrés avec une rotation longue. (4) Conservation de pelouses rases et denses avec une rotation courte. (5) Gestion annuelle de pelouses rases. D'après MORRIS (1971b).

Diagrammatic representation of natural and managed successions on chalk grasslands. (0) Natural succession or deflected succession by grazing. (1) Reclamation of coarse grassland and scrub followed by annual management. (2) Theorical management of short grass ; tall grass, and scrub. (3) Management of short grass, tall grass, and scrub with a long rotation. (4) Management of short and tall grass with a short rotation. (5) Annual management of short grass. From MORRIS (1971b).

Source : MNHN

impact que la répétition à intervalles réguliers des mêmes opérations de gestion (MORRIS, 1969b, 1971b, 1973a, 1990 ; BARA & VANDERHEYDEN, 1985).

L'envahissement par les arbres et arbustes est responsable d'une perte de diversité des pelouses (ROSEN, 1988). Si le débroussaillage est nécessaire en tant qu'opération de restauration, il n'est cependant pas un outil d'entretien car il demande généralement une main-d'œuvre importante (VAN SULL, 1983 ; DELESCAILLE *et al.*, 1990) et il ne permet pas de recréer directement des pelouses diversifiées (GAY *et al.*, 1968 ; GRUBB & KEY, 1975). La gestion des fruticées s'avère cependant nécessaire pour garder un équilibre entre les différentes formations d'un même site (pelouse, ourlet, fourré, bois) (WARD, 1990) et préserver certains arbustes pionniers comme le genévrier commun (*Juniperus communis*). Si cette espèce envahit fortement certaines pelouses (ROSEN, 1982 ; WATTEZ & DE FOUCAULT, 1984 ; ROSEN & SJÖGREN, 1988 ; REJMANEK & ROSEN, 1988), elle est rare en Angleterre, Belgique et Hollande (WARD, 1973, 1982 ; FITTER & JENNINGS, 1975 ; GILBERT, 1980) où elle fait même l'objet de tentatives de réintroduction (WILLEMS & GRAATSMA, 1993 ; HILLEGERS, 1994).

LE PÂTURAGE

En Europe, le pâturage reste l'outil le plus employé pour la gestion des pelouses calcicoles. Généralement considéré comme un meilleur outil de gestion par rapport au fauchage (WILLEMS, 1983 ; DURING & WILLEMS, 1984 ; BOBBINK & WILLEMS, 1988 ; WARD & JENNINGS, 1990a, b), certains auteurs ont cependant signalé son impact néfaste sur les phytocénoses calcicoles lorsqu'il est mené de façon permanente en enclos (DUVIGNEAUD, 1983 ; DUVIGNEAUD *et al.*, 1982, 1990). Les effets négatifs du surpâturage peuvent être évités par l'instauration d'un pâturage extensif tournant grâce à l'utilisation d'enclos mobiles électrifiés (ARLOT & HESSE, 1981 ; NATURE CONSERVANCY COUNCIL, 1982) ou d'un pâturage itinérant avec berger (DUTOIT *et al.*, 1995).

Le pâturage permet une augmentation de la diversité des pelouses calcicoles par une réduction sélective de la biomasse herbacée (SJÖGREN, 1971 ; TITLYANOVA *et al.*, 1988) et l'entretien d'espaces de sol nu favorables à la régénération des espèces annuelles (WELLS, 1969a ; BAKKER *et al.*, 1983 ; HENNEKENS *et al.*, 1984 ; HILLEGERS, 1983).

Si les ovins semblent plus aptes que les bovins pour l'entretien de pelouses diversifiées (GRANT, 1985), les charges préconisées restent très variables en fonction de la productivité primaire des pelouses et du type de gestion. Des pressions de 3 à 5 moutons/ha/an sont citées pour des opérations de restauration de vieilles pelouses abandonnées (VERBEKE, 1990) mais des pressions de 0.5 à 1 mouton/ha/an semblent suffisantes pour entretenir des pelouses ouvertes thermophiles (Xérobromion) et/ou sensibles à l'érosion (ROSEN & SJÖGREN, 1973). Pour de nombreuses communautés d'insectes (hétéroptères, coléoptères), le pâturage reste préférable à l'abandon (MORRIS, 1967, 1968, 1969a, 1971a). L'instauration d'un pâturage rotatif produit de meilleurs effets en créant des zones refuges et en conservant une plus grande diversité de plantes hôtes (MORRIS, 1973b ; VÖLKL *et al.*, 1993). Pour les papillons, le pâturage doit rester très léger (50 % de la superficie du site) et être pratiqué de préférence en hiver. Les lépidoptères sont en effet très sensibles aux perturbations de leur habitat et effectuent peu de déplacements vers d'autres sites (NATURE CONSERVANCY COUNCIL, 1986 ; THOMAS, 1990).

Les systèmes de gestion employant des troupeaux sont très différents selon les races employées, les charges et les périodicités d'intervention ; un consensus s'établit cependant actuellement autour de la nécessité de recourir à un pâturage de type rotatif (BACON, 1990), faisant appel à des races rustiques (NATURE CONSERVANCY COUNCIL, 1982 ; HILLEGERS, 1984, 1993 ; VERBEKE, 1990). Seul ce type de pâturage semble en effet pouvoir concilier les objectifs de conservation relatifs à la flore et à l'entomofaune des pelouses calcicoles (PUTS, 1981 ; BROWN *et al.*, 1990 ; JONES-WALTERS, 1990).

NÉOFORMATION

Consécutivement à la réduction drastique des surfaces de pelouse calcicole, leur préservation ne se pose plus essentiellement en terme de conservation mais également en terme de restauration et recréation. En France, si une réflexion de base a actuellement lieu sur la restauration et de la recréation d'écosystèmes prairiaux diversifiés (MULLER, 1994 ; MULLER *et al.*, 1995), peu d'expérimentations concernant les pelouses calcicoles ont été effectuées contrairement au Royaume-Uni où des opérations de recréation à partir d'ensemencements ont été réalisées.

Qu'il s'agisse d'opérations de néoformation par colonisation spontanée (BOURNERIAS, 1959 ; GRAHAM & HUTCHINGS, 1988a, b) ou ensemencement (WELLS *et al.*, 1981), la recréation de pelouses calcicoles diversifiées dépend de l'état initial du site. La réapparition ou l'installation d'une communauté d'espèces typiques de vieilles pelouses calcicoles est en effet particulièrement lente (WELLS, 1967b) et sous la dépendance du stock de graines contenus dans le sol (JEFFERSON & USHER, 1987 ; DOLMAN & SUTHERLAND, 1994), de la proximité de pelouses calcicoles semi-naturelles (JEFFERSON & USHER, 1989 ; BOOTH & HUTCHINGS, 1990), du passé cultural de la parcelle (MARRS, 1985 ; COUGH & MARRS, 1990) et de la gestion future de la pelouse néoformée (GIBSON *et al.*, 1987 ; MITCHLEY, 1988c ; GIBSON & BROWN, 1991, 1992).

Les carrières sèches abandonnées apparaissent comme

Source : MNHN

des lieux privilégiés pour la restauration de pelouses calcicoles (DAVIS, 1976), mais leur richesse reste sous la dépendance de leur degré d'isolement par rapport aux pelouses semi-naturelles (JEFFERSON, 1984). De plus, même si 15 ans après leur création par ensemencement, des pelouses calcicoles néoformées possèdent une richesse végétale égale aux pelouses naturelles, leur structure reste cependant très différente (WELLS, 1990, 1991). Pour l'entomofaune, la transplantation de populations d'insectes pose des problèmes beaucoup plus complexes (SHEPPARD, 1990), de même que l'aménagement particulier de certains sites pour l'accueil de populations spécifiques (MORRIS *et al.*, 1994 ; DUTOIT & ALARD, 1996).

La conservation et la restauration de pelouses calcicoles isolées posent donc le problème de la création de réseaux de pelouses gérées et interconnectées, pour éviter les disparitions d'espèces (MARGULES *et al.*, 1994). En l'absence d'une pluie de graines diversifiée et de l'existence de corridors spatiaux entre les sites, l'utilisation de troupeaux itinérants pour assurer la gestion et la connectivité des sites (transport des graines et des pupes dans la laine ou l'intestin des animaux) apparaît comme une solution à tester (HILLEGERS, 1985 ; WILLEMS, 1995).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Les pelouses calcicoles constituent dans le nord-ouest de l'Europe des sites d'expérimentation privilégiés du fait de leur superficie relativement modeste, de leur richesse et des dynamiques successionnelles qui s'y déroulent depuis l'abandon des pratiques agricoles traditionnelles. Pour ces milieux, une grande variabilité existe dans les thèmes de recherches développés par les différents laboratoires. A partir de l'origine géographique des références bibliographiques, il est ainsi possible de dégager les grandes tendances qui caractérisent les recherches menées sur les pelouses calcicoles.

Environ 500 publications ont été consultées pour la réalisation de cette synthèse, si 42 % de ces études ont été réalisées en Angleterre (FIG. 6a), la France arrive en seconde position avec (30 %). Ce chiffre reste surévalué par rapport aux autres pays européens du fait d'une plus grande accessibilité des publications. Par rapport aux problématiques développés, 32 % des études réalisées en Europe concernent la gestion conservatoire, 23 % les successions végétales secondaires et 20 % sont des études phytosociologiques (FIG. 6b). Ces chiffres masquent cependant une grande disparité des thèmes de recherches par rapport aux pays où elles ont été menées. Si en France, les études phytosociologiques représentent 50 % des études menées sur les pelouses calcicoles, ce chiffre tombe à 6 % pour les autres pays européens avec une valeur minimale en Angleterre (4 %). Au contraire, la gestion

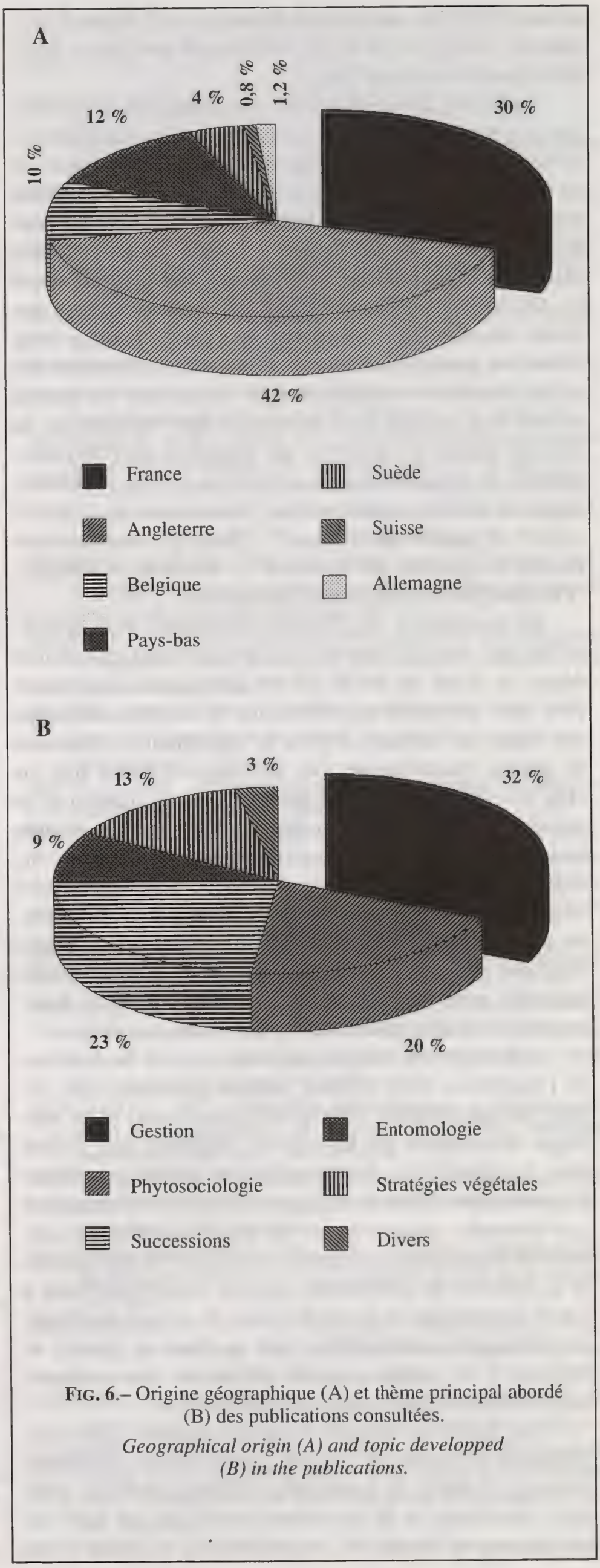


FIG. 6.– Origine géographique (A) et thème principal abordé (B) des publications consultées.

Geographical origin (A) and topic developped (B) in the publications.

Source : MNHN

conservatoire ne concerne en France que 17 % des publications alors que 38 % des références des autres pays européens abordent ce thème.

La France se distingue ainsi des autres pays européens par un grand nombre de travaux de classification phytosociologique permettant un diagnostic rapide des pelouses et de leurs intérêts botaniques et phytogéographiques. Si les analyses préliminaires réalisées grâce à ces méthodes sont d'une grande importance pour connaître les potentialités dynamiques des pelouses et les contraintes de gestion qui en découlent, il manque malgré tout dans notre pays des études diachroniques concernant les effets à court et long terme des perturbations sur la richesse et la diversité des phytocénoses et entomocénoses calcicoles. Ce retard devrait être comblé dans les années qui viennent par la mise en place, à l'initiative du Ministère de l'Environnement, de programmes de recherches sur ces problématiques de gestion conservatoire ("Dynamique de la biodiversité et gestion de l'espace", "Écologie et nouveaux modes de gestion du territoire", "Recréer la nature", "Pelouses pâturées/Pelouses sauvegardées"...).

En conclusion, les études descriptives et fonctionnelles qui ont été menées sur les pelouses calcicoles depuis le début du siècle ont eu une grande importance pour une meilleure appréhension de certains concepts théoriques en écologie et pour la réalisation de systèmes de gestion conservatoire. Les pelouses calcicoles sont en effet des écosystèmes semi-naturels dont la création et le maintien sont liés aux perturbations anthropiques ou plus localement à l'activité d'herbivores sauvages (lapin). Si, aujourd'hui, la dynamique contrastée des successions végétales secondaires observées est en grande partie orientée par le type d'utilisation ancienne, l'étude des stratégies végétales des espèces apparaît cependant comme incontournable pour une meilleure compréhension de la dynamique interne des pelouses et de leur richesse spécifique.

La biodiversité des pelouses calcicoles est la résultante de l'interaction entre certains facteurs physiques (sol, climat), les perturbations (biotiques ou abiotiques) et les stratégies développées par les espèces végétales pour y faire face. La répétitivité des perturbations (pâturage) permet l'existence de niches écologiques relativement homogènes (par exemple : espaces de sol nu) dont les dimensions spatiales et temporelles contrastées permettent la régénération et le maintien de nombreuses espèces. Consécutivement à l'arrêt du pâturage ou à une élévation du niveau trophique, une dynamique spontanée se met en place et conduit au boisement des pelouses, après différentes phases transitoires plus ou moins longues (pelouses denses).

Pour préserver la biodiversité des pelouses calcicoles, différents systèmes de gestion conservatoire (fauchage, pâturage, brûlis), de restauration (débroussaillage, étrépage, labourage) et de recréation (semis) ont été testés un peu partout en Europe. Si un consensus s'est établi sur la nécessité de recourir à des systèmes de gestion de type tournant pour répondre aux objectifs de conservation de la flore et de l'entomofaune, s'il est admis que l'échelle d'intervention et d'analyse se situe non pas au sein de la seule formation herbacée mais dans un complexe dynamique en mosaïque, les modalités et les résultats des différents systèmes de gestion mis en place demeurent cependant très contrastés et empêchent toute tentative de généralisation.

Aujourd'hui, les modèles théoriques comme les résultats expérimentaux montrent que la conservation de la biodiversité des pelouses calcicoles ne peut se concevoir sans une gestion interne des sites. Elle nécessite aussi le rétablissement de connections inter-sites (corridors) pour empêcher les disparitions d'espèces dans des écosystèmes où le turnover des populations végétales est particulièrement important.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé sous l'égide du G.E.R.E.P. (Groupement d'Etudes et de Recherches en Écologie Prairiale). Toutes les références citées proviennent de la constitution d'une banque de données informatisée (BIBLIO-PC) et sont consultables au laboratoire d'écologie végétale de l'Université de Rouen.

Nous tenons particulièrement à remercier la Station Phytosociologique de Bailleul, la Bibliothèque Universitaire des Sciences de Rouen et tous les auteurs ayant bien voulu nous envoyer leurs publications ou consacrer du temps à notre travail.

Nous remercions le professeur René DELPECH, Patrick BLANDIN et Hervé MAURIN pour leurs conseils et avis lors de la réalisation de cette étude ainsi que Philippe MAUBERT, Charles TIHON, Henk HILLEGERS et Willy VERBEKE pour leur accueil au sein des réserves naturelles dont ils ont la responsabilité.

Cet article est extrait d'une thèse de Doctorat Européen de Biologie soutenue à l'Université de Rouen le 27 octobre 1995 (DUTOIT, 1995). Il a bénéficié dans une première version des critiques et commentaires de Serge MULLER (Université de Metz), Jean LAMBERT (Université de Louvain, Belgique), Terry WELLS (Université de Cambridge, Royaume-Uni), Jo WILLEMS (Université d'Utrecht, Pays-Bas), Philippe MAUBERT (Centre Départemental de Protection de la Nature et de l'Environnement de Blois), Pierre-Noël FRILEUX et Didier ALARD (Université de Rouen).

Cette recherche a pu être réalisée grâce au soutien financier du Ministère de l'Environnement (contrat DGAD-SRAE n°94220) et de la Fondation de France (prix Salavin-Fournier).

BIBLIOGRAPHIE

ASSOCIATION FRANCAISE POUR L'ÉTUDE DU SOL, 1992.– *Référenciel pédologique : principaux sols d'Europe*. INRA, Paris : 222 p.

ALARD, D., 1990.– *La végétation pastorale de Normandie centrale. Phyto-écologie, agronomie et dynamique. Conséquences pour la gestion d'un espace agricole en mutation*. Thèse de Doctorat

Source : MNHN

ès Sciences, Université de Rouen : 192 p.
ALARD, D., BANCE, J.F. & FRILEUX P.N., 1994.– Grassland vegetation as an indicator of the main agro-ecological factors in a rural lanscape : consequences for biodiversity and wildlife conservation in central normandy (France). *J. Env. Manag.* 42 : 91-109.
ALLORGE, P., 1922.– *Les associations végétales du Vexin français.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Paris : 336 p.
AL-MUFTI, M.M., SYDES, C.L., FURNESS, S.B., GRIME, J.P. & BAND, S.R., 1977.– A quantitative analysis of shoot phenology and dominance in herbaceous vegetation. *J. Ecol.* 65 : 759-792.
ANDERSON, V.L., 1927.– Studies of the vegetation of the english chalk. V. The water economy of the chalk flora. *J. Ecol.*, 15 : 72-129.
ARLOT, C., 1979.– *Végétation et gestion des milieux calcicoles : étude bibliographique.* Ministère de l'Environnement, CDPNE, Blois : 152p.
ARLOT, C. & HESSE, J., 1981.– Eléments pour une gestion d'un milieu calcicole de plaine : l'exemple de la réserve naturelle de la Grand-Pierre et de Vitain (Loir et Cher). *Bull. Ecol.*, 12 : 249-294.
AUDIOT, A., 1995.– *Races d'hier pour l'élevage de demain.* INRA, Paris : 229 p.
AUSTIN, M.P., 1968a.– Pattern in *Zerna erecta* dominated community. *J. Ecol.*, 56 : 197-218.
AUSTIN, M.P., 1968b.– An ordination study of chalk grassland community. *J. Ecol.*, 56 : 739-757.
BACON, J.C., 1990.– The use of livestock in calcareous grassland management. *In* : HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Huntingdon, U.K : 121-127.
BAKKER, J.P., DE LEEUW, J. & WIEREN, S.E., 1983.– Micropatterns in grassland vegetation created and sustained by sheep. *Vegetatio*, 55 : 153-161.
BALDOCK, D., 1991.– Implications of EC farming and countryside policies for conservation of lowland dry grasslandds. *In* : GORIUP, P.D, BATTEN, L.A. & NORTON, J.A. (eds), *The conservation of lowland dry grassland birds in Europe.* Joint Nature Conservancy Committee, Reading : 111-117.
BALME, O.E., 1953.– Edaphic and vegetational zoning of the Carboniferous limestone of the Derbyshire dales. *J. Ecol.* 41 : 331-344.
BANCE, J.F., ALARD, D. & FRILEUX, P.N., 1991.– Etude phytosociologique et agronomique des prairies permanentes de la vallée de l'Andelle. *Doc. Phyto.*, 13 : 105-139.
BARA, L. & VANDERHEYDEN, B., 1985.– Impact du reboisement spontané des tiennes calcaires de l'Entre-Sambre-et-Meuse sur quelques peuplements d'arthropodes vagiles. *Parcs Nationaux*, 60, 164-177.
BARBAULT, R., 1992.– *Écologie des peuplements. Structure, dynamique et évolution.* Masson, Paris : 273 p.
BARBERO, M., LOISEL, R. & QUEZEL, P., 1984.– Les pelouses calcaricoles du sud-est de la France : facteurs de pression et problèmes de protection. *Coll. Phyto.*, 11 : 185-193.
BECKER, Y. & GUYOT, L., 1951.– Sur la présence d'excrétats racinaires toxiques dans le sol de la pelouse herbeuse à *Brachypodium pinnatum* (faciès du *Xero-Brometum erecti*) au nord de la France. *Bull. Hist. Nat. Toulouse.*, 86 : 7-17.
BECKER, Y., GUYOT, L. & MONTEGUT, J., 1957.– Sur la présence d'excrétats radiculaires toxiques dans le sol de la pelouse herbeuse à *Brachypodium pinnatum* du nord de la France. *C. R. Acad. Sc.*, : 689-697.
BIRCH, C.P.D., 1986.– Development of VA mycorrhizal : infection in seedlings in semi-natural grassland turf. *In : Mycorrhizae physiology and genetics.* INRA, Paris : 233-237.
BIRCH, C.P.D., READ, D.J. & RORISON, I.H., 1990.– VA mycorrhizal infection of four species in semi-natural grassland. *In* : HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Huntingdon, U.K : p 182.
BLACKWOOD, J.W. & TUBBS, C.R., 1970.– A quantitative survey of chalk grassland in England. *Biol. Cons.*, 3 : 1-5.
BOBBINK, R., 1989.– *Brachypodium pinnatum and the species diversity in chalk grassland.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université d'Utrecht (Pays-Bas) : 141 p.
BOBBINK, R., 1991.– Effects of nutrient enrichment in Dutch chalk grassland. *J. Appl. Ecol.* 28 : 28-41.
BOBBINK, R. & WILLEMS J.H., 1987.– Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in chalk grasslands : a threat to a species-rich ecosystem, *Biol. Cons.*, 40 : 301-314.
BOBBINK, R. & WILLEMS, J.H., 1988.– Efects on management and nutrient availability on vegetation structure of chalk grassland. *In :* DURING H.J. WERGER R. & WILLEMS J.H. (eds), *Diversity and pattern in plant communities.* SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands : 183-193.
BOBBINK, R. & WILLEMS, J.H., 1991.– Impact of different cutting regimes on the performance of *Brachypodium pinnatum* in dutch chalk grassland. *Biol. Cons.* 56 : 1-21.
BOBBINK, R. & WILLEMS, J.H., 1993.– Restoration management of abandoned chalk grassland in the Netherlands. *Biodiver. and Conserv.*, 2 : 616-626.
BOBBINK, R., DUBBELDEN, K. & WILLEMS, J.H., 1989.– Seasonal dynamics of phytomass and nutrients in chalk grassland. *Oikos*, 55 : 216-224.
BOCK, C., 1986.– Boisement spontané et conservation des pelouses calcaricoles. *Cahiers des Naturalistes Parisiens*, 42 : 73-90.
BOOTH, K.D. & HUTCHINGS, M.J., 1990.– A study of the possibility of re-establishment of chalk grassland following arable cultivation. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 175-176.
BOULLET, V., 1984.– Première contribution à l'étude des pelouses calcaires du Crétacé des Charentes. *Coll. Phyto.* 11 : 15-36.
BOULLET, V., 1986.– *Les pelouses calcicoles (Festuco-Brometea) du domaine atlantique français et ses abords au nord de la gironde et du lot : essai de synthèse phytosociologique.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Lille : 333 p.
BOULLET, V., 1987.– Approches méthodologique et phytosociologique de la protection et de la gestion des pelouses calcicoles planitiaires. *Coll. Phyto.*, 15 : 417-430.
BOULLET, V., 1989.– Organisations et dynamiques structurales des anciens parcours pastoraux en milieux calcicoles atlantiques. *Coll. Phyto.*, 16 : 157-193.
BOULLET, V. & WATTEZ, J.R., 1983.– Exemples d'anthropisation des pelouses calcaires dans la picardie et le nord de la France. *Coll. Phyto.*, 12 : 313-329.
BOURNERIAS, M., 1959.– Le peuplement végétal des espaces nus : essais expérimentaux sur la génèse de divers groupements pionniers. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, Mémoires : 106 p.
BOURNERIAS, M., 1984.– *Guide des groupements végétaux de la région Parisienne.* 3e édition, SEDES/MASSON, Paris : 483 p.
BOURNERIAS, M. & PRELLI, R., 1970.– La chorologie à grande échelle et les indications qu'elle peut donner sur les climats locaux : exemple des pelouses calcicoles du Laonnois. *C. R. Soc. Biogéogr.*, 414 : 79-92.
BOUXIN, G. & DEFLANDRE, G., 1989.– Les groupements végé-

Source : MNHN

taux de la pelouse calcaire de Belveaux (Belgique). *Coll. Phyto.*, 16 : 619-628.

BOUXIN, G. & GAUTIER, N., 1979.– Structure de la strate herbacée dans deux pelouses calcaires du district Mosan. *Oecol. Plant.*, 14 : 219-231.

BOUXIN, G. & GAUTIER, N., 1982.– Pattern analysis in belgian limestone grasslands. *Vegetatio*, 49 : 65-83.

BRAQUES, R. & LOISEAU, J.E., 1994.– Pelouses et ourlets du Berry. *Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest*. Nouvelle série, numéro spécial, 12 : 180 p.

BRAUN-BLANQUET, J., 1928.– *Pflanzensoziologie*. Springer-Verlag, Wien : 865 p.

BRAUN-BLANQUET, J., 1971.– Les pelouses steppiques des Causses méridionaux. *Vegetatio*, 22 : 201-247.

BROWN, V.K., GIBSON, C.W.D. & STERLING, P.H., 1990.– The mechanisms controlling insect diversity in calcareous grasslands. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management*. Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 79-87.

BRUYNSEELS, G. & VERMANDER, J., 1984.– L'évolution de la végétation calcicole de Nismes à Vaucelles entre 1905 et 1982. *Parcs Nationaux*, 39 : 71-79.

BULLOCK, J.M., CLEAR HILL, B., DALE, M.P. & SILWERTOWN, J., 1994.– An experimental study of the effects of sheep grazing on vegetation change in a species-poor grassland and the role of seedling recruitment into gaps. *J. Ecol.*, 31 : 493-507.

BURGER, R., 1984.– Successional limestone grassland communities of the Kaiserstuhl with regard to their conservation management. *Coll. Phyto.*, 11 : 405-419.

BUSH, M.B., 1993.– An 11400 year paleoecological history of a british chalk grassland. *J. Veg. Sci.*, 4 : 47-66.

BUSH, M.B. & FLENLEY, J.R., 1987.– The age of the british chalk grassland. *Nature*, 329 : 434-436.

BUXTON, R., 1991. Implications of international law for conservation of lowland dry grasslands in Europe. *In* : GORIUP, P.D, BATTEN, L.A. & NORTON, J.A. (eds), *The conservation of lowland dry grassland birds in Europe*. Joint Nature Conservancy Committee, Reading : 101-110.

CANAWAY, P.M., 1980.– Wear. *In* : RORISON, I.H. & HUNT, R. (eds), *Amenity grassland : an ecological perspective*. John Wiley & Sons, Chichester : 137-152.

CHAPPEL, H.G., AINSWORTH, J.F., CAMERON, R.A.D. & REDFERN, M., 1971.– The effect of trampling on a chalk grassland ecosystem. *J. Appl. Ecol.*, 8 : 869-882.

CHEVIN, H. & BRUNEL, C., 1985.– Les hyménoptères symphytes de la Chaussée-Tirancourt (Somme). *Ca. Nat. Par.*, 41 : 21-29.

CLEMENTS, F.E., 1916.– *Plant succession : an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Inst. Publ., Washington. 242 p.

CONNEL, J.H. & SLATYER, R.O., 1977.– Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111 : 1119-1144.

CORNISH, M.W., 1954.– The origin and structure of the grassland types of the Central North Downs. *J. Ecol.*, 42 : 359-374.

COUHG, M.W. & MARRS, R.H., 1990.– A comparison of soil fertility between semi-natural and agricultural plant communities : implications for the creation of species-rich grassland on abandoned agricultural land. *Biol. Cons.*, 51 : 83-96.

CROMPTON, G. & SHEAIL, J., 1975.– The historical ecology of Lakenheath Warren in Suffolk, England : a case study. *Biol. Cons.* 8 : 299-313.

DAGET, P., POISSONET, J. & POISSONET, P., 1977.– Le statut thérophytique des pelouses méditerranéennes du Languedoc. *Coll. Phyto.* 6 : 81-99.

DAVIS, B.N.K., 1976.– Chalk and limestone quarries as wildlife habitats. *Minerals and the Environment*, 1 : 48-56.

DAVIS, B.N.K., LAKHANI, K.H. & BROWN, M.C., 1993.– Experiments effects of fertilizer and rabbit grazing treatments upon the vegetation of a limestone quarry floor. *J. Appl. Ecol.*, 30 : 615-628.

DE BEAUREPAIRE, C., 1865.– *Notes et documents concernant l'état des campagnes de la Haute normandie dans les derniers temps du Moyen-Âge*. Gérard Monfort, Brionne, 1981 : 442 p.

DE BEAUREPAIRE, C., 1889.– *Renseignements sur l'état de l'agriculture vers 1789*. Esperance Gagniard, Rouen : 192 p.

DECAENS, T., DUTOIT, T. & ALARD, D., 1995.– Etude préliminaire de l'évolution de la macrofaune des sols dans différentes successions végétales sur les coteaux calcaires de Haute-Normandie. *Act. Mus. Rouen.* (sous presse).

DE FOUCAULT, B., 1984.– *Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rouen : 2 tomes, 675 et 248 p.

DE FOUCAULT, B., 1989.– Contribution à une systémique des prairies mésophiles atlantiques. *Coll. Phyto.*, 16 : 709-733.

DE FOUCAULT, B. & FRILEUX, P.N., 1979.– Premières données phytosociologiques sur la végétation des ourlets préforestiers du nord-ouest de la France. *Coll. Phyto.*, 8 : 305-324.

DE FOUCAULT, B., & FRILEUX, P.N., 1988.– Etude phytosociologique des corniches et côtes calcaires de la basse vallée de la Seine (des Andelys à Rouen). *Doc. Phyto.*, 11 : 159-183.

DE FOUCAULT, B., RAMEAU, J.C. & ROYER, J.M., 1983.– Essai de synthèse syntaxonomique sur les groupements des *Trifolio-Geranietea* Müller, 61 en Europe centrale et occidentale. *Coll. Phyto.*, 8 : 445-462.

DELELIS-DUSOLLIER, A., 1972.– Aperçu phytosociologique sur les fourrés à *Taxus* de la basse vallée de la Seine et comparaison avec ceux de l'Angleterre. *Doc. Phyto.*, 1 : 39-46.

DELESCAILLE, L.M., DUVIGNEAUD, J. & WOUE, L., 1990.– La gestion intégrée des pelouses sèches de la région du Viroin. *In* : Actes du Colloque "*Gérer la nature ?*". Trav. Cons. de la Nat., Région Wallonne : 503-519.

DELESCAILLE, L.M., HOFMANS, K. & WOUE, L., 1991.– Les réserves naturelles du Viroin : trente années d'action d'Ardenne et Gaume dans la vallée du Viroin. *Parcs Nationaux*. 46 : 71 p.

DELESCAILLE, L.M., DEWITTE, T. & WOUE, L., 1995.– La gestion mécanisée des pelouses sèches. *Parcs Nationaux*, 1995 (1) : 13-19.

DELISLE, L., 1851.– *Études sur la condition de la classe agricole et l'état de l'agriculture en Normandie au Moyen-Âge*. Gérard Monfort, Brionne, 1978 : 758 p.

DE LITARDIERE, R., 1928.– Études sociologiques sur les pelouses xérophiles calcaires du domaine atlantique français. *Archives de botanique*, 2 : 1-47.

DELPECH, R., 1989.– Historique de la phytosociologie herbagère en Europe occidentale, particulièrement en France. *Coll. Phyto.* 16 : 23-59.

DEMANGEON, A., 1905.– *La Picardie et les régions voisines, Artois, Cambresis, Beauvaisis*. Guérégand S.A., Paris 4ème ed ; 1973 : 496 p.

DOLMAN, P.W. & SUTHERLAND, W.J., 1991.– Historical clues to conservation. *New Scientist.* 751 : 40-43.

DOLMAN, P.W. & SUTHERLAND, W.J., 1992-. The ecological changes of Breckland grass heaths and the consequences of management. *J. Appl. Ecol.*, 29 : 402-413.

Source : MNHN

DOLMAN, P.W. & SUTHERLAND, W.J., 1994.– The use of soil disturbance in the management of Breckland grass heaths for nature conservation. *J. Env. Manag.* 41 : 123-140.

DONELAN, M. & THOMPSON, K., 1980.– Distribution of buried viable seeds along a successional series. *Biol. Cons.*, 17 : 297-311.

DUCHAUFOUR, P., 1960.– *Précis de Pédologie*. Masson, Paris : 438 p.

DUFFEY, E. & WATT, A.S., 1971.– *The scientific management of animal and plant communities for conservation*. Blackwell Scientific Publication, Oxford : 552 p.

DUFFEY, E., MORRIS, M.G., SHEAIL, J., WARD, L.K., WELLS, D.A. & WELLS, T.C.E., 1974.– *Grassland ecology and wildlife management*. Chapman and Hall, London : 281 p.

DURING, H.J., 1990.– The bryophytes of calcareous grasslands. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 35-40.

DURING, H.J. & WILLEMS, J.H., 1984.– Diversity models applied to a chalk grassland. *Vegetatio*. 27 : 103-114.

DURING, H.J. & WILLEMS, J.H., 1986.– The impoverishment of the bryophyte and lichen flora of the dutch chalk grasslands in the thirty years 1953-1983. *Biol. Cons.*, 36 : 143-158.

DURING, H.J., KEIZER, P.J. & VAN TOOREN, B.F., 1984.– The influence of bryophytes on germination and establishment of phanerogams in a chalk grassland. *Coll. Phyto.* 11 : 457-469.

DUTOIT. T., 1995.– *Successions végétales secondaires des pelouses calcicoles de Haute-Normandie (France) : approche multi-niveaux et gestion conservatoire*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rouen : 120 p.

DUTOIT. T., CAPPELAERE, M. & ALARD, D., 1994.– Pratiques agro-pastorales anciennes et évolution des paysages de Haute-Normandie : l'exemple des pelouses calcicoles. *Act. Mus. Rouen.* 1994 (2) : 10-39.

DUTOIT, T. & ALARD, D., 1995a.– Mécanisme d'une succession végétale secondaire en pelouse calcicole : une approche historique. *C. R. Acad. Sci., série III*, 318 : 897-907.

DUTOIT, T. & ALARD, D., 1995b.– Permanent seed bank in chalk grassland under various management regimes : their role in the restoration of species-rich plant communities. *Biodiver. & Conserv.* 4 : 939-950.

DUTOIT T. & ALARD, D., 1996.– Gestion des pelouses calcicoles : conservation des habitats ou de certains insectes ? *Insectes*, (sous presse).

DUTOIT, T., ALARD, D., LAMBERT, J. & FRILEUX, P.N., 1995.– Biodiversité et valeur agronomique des pelouses calcicoles : effets du pâturage ovin. *Fourrages*, 142 : 145-158.

DUVIGNEAUD, J., 1983.– Quelques réflexions sur la protection et la gestion des pelouses calcaires. *Nat. Belg.*, 64 : 33-53.

DUVIGNEAUD, J., 1984.– Les pelouses calcaires de la partie septentrionale de la champagne crayeuse (département des Ardennes, France) : un exemple d'appauvrissement écologique et floristique. *Coll. Phyto.*, 11 : 281-296.

DUVIGNEAUD, J., DURIN, L. & MULLENDERS, W., 1970.– La végétation des éboulis de Pagny la Blanche Côte (Meuse, France). *Vegetatio*, 20 : 48-73.

DUVIGNEAUD, J., MERIAUX, J.L. & VAN SPEYBROECK, D., 1982.– *La conservation des pelouses calcaires de Belgique et du nord de La France : nécessité de leur protection, propositions d'intervention et méthodes de gestion*. Institut Européen d'Écologie, Metz : 42 p.

DUVIGNEAUD, J., SAINTEMOY-SIMON, J, WOUE, L., CLESSE, B. & DEWITTE, T., 1990.– L'herborisation de la société royale de botanique de Belgique à Roly et dans le parc naturel Viroin-Hermeton le 26/06/88. Les problèmes de gestion des pelouses thermophiles. *Belg. Journ. Bot.* 123 : 45-62.

ELLENBERG, H., 1963.– *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen.* Eugen Ulmer, Stuttgart : 943 p.

FARREL, L., 1991.– Population changes and management of *Orchis militaris* at two sites in England. *In* : WELLS, T.C.E. & WILLEMS, J.H. (eds), *Population ecology of terrestrial orchids.* Academic Publishing, The Hague, The Netherlands : 63-68.

FITTER, A.H. & JENNINGS, R.D., 1975.– The effecst of sheep grazing on the growth and survival of seedling junipers (*Juniperus communis* L.). *J. Appl. Ecol.*, 12 : 637-642.

FONT, X., 1989.– Les pelouses de l'alliance *Xerobromion* du versant méridional des Pyrénées. *Coll. Phyto.*, 16 : 681-690.

FRILEUX, P.N., 1966.– Quelques remarques sur la flore et la végétation calcicole aux environs des Andelys (Eure). *Bull. Soc. Bot. N. Fr.*, 19 : 227-261.

FRILEUX, P.N., 1977.– *Les groupements végétaux du Pays de Bray.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rouen : 209 p.

FRILEUX, P.N., STOTT, P.A. & WELLS, T.C.E., 1972.– Données relatives à la répartition des bryophytes et des lichens en Haute-Normandie. *Rev. Soc. Sav. Hte. Norm.*, 68 : 19-32.

FRÖBERG, L., 1988.– Calcicolous lichens and their ecological preferences on the great Alvar of Öland. *In* : SJÖGREN, E. (eds), Plant cover on the limestone Alvar of Öland : ecology-sociology-taxonomy. *Act. Phytogeo. Suec.*, 76 : 47-52.

FULLER, R.J., 1982.– *Birds habitats in Britain.* T. & A.D. Poyser, Town Head House, England : 320 p.

GAULTIER, C., 1989.– *Relations entre pelouses eurosibériennes (Festuco-Brometea) et groupements méditeranéens (Ononido-Rosmarinetea) : étude régionale et synthèse sur le pourtour méditerranéen nord occidental.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Paris : 230 p.

GAY, P.A., GREEN, B.H. & LABERN, M.V., 1968.– The experimental management of chalk heath at Lullington Heath national nature reserve, Sussex. *J. Ecol.*, 56 : 24-50.

GAY, P.E., GRUBB, P.J. & HUDSON, H.J., 1982.– Seasonnal changes in the concentrations of nitrogen, phosphorous and potassium, in the density of mycorrhiza, in biennial and matrix forming perennial species of closed chalk grassland turf. *J. Ecol.*, 70 : 571-593.

GEHU, J.M., 1959.– Les pelouses de la "Cuesta Boulonnaise". *Bull. Soc. Etud. Scien. Angers*, 2 : 205-221.

GEHU, J.M., 1984.– *La végétation des pelouses calcaires. Coll. phyto.*, Cramer : Vaduz, 11 : 647 p.

GEHU, J.M. & DE FOUCAULT, B., 1978.– Phytosociologie de la pelouse aérohaline des falaises de craie de Haute-Normandie (France). *Doc. Phyto.*, 3 : 290-294.

GEHU, J.M., GEHU-FRANCK, J. & SCOPPOLA, A., 1984a.– Les pelouses crayeuses du Boulonnais et de l'Artois (Nord, France). I. Analyse phytosociologique, écologie et dynamique. *Coll. Phyto.*, 11 : 37-64.

GEHU, J.M., GEHU-FRANCK, J. & SCOPPOLA, A., 1984b.– Les pelouses crayeuses du Boulonnais et de l'Artois (Nord, France). II. Essai d'évaluation hiérarchisée de la valeur phytocoénotique à des fins conservatoires. *Coll. Phyto.*, 11 : 587-599.

GEHU, J.M., GEHU-FRANCK, J., SCOPPOLA, A. & WATTEZ, J.R., 1984c.– Essai de synthèse phytosociolgique des pelouses sur craie du nord-ouest de la France. *Coll. Phyto.* 11 : 65-104.

GEHU-FRANCK, J., 1959.– Les rapports sol/végétation dans quelques stations basiques du Boulonnais. *Bull. Soc. Bot. N. Fr.*, 9 : 243-247.

Source : MNHN

GIBSON, C.W.D., 1986.– Management history in relation to changes in the flora of different habitats on an Oxfordshire estate, England. *Biol. Cons.*, 38 : 217-232.

GIBSON, C.W.D. & BROWN, V.K., 1991.– The nature and rate of development of calcareous grassland in southern Britain. *Biol. Cons.*, 58 : 297-316.

GIBSON, C.W.D. & BROWN, V.K., 1992.– Grazing and vegetation change : deflected or modified succession. *J. Appl. Ecol.* 29 : 120-131.

GIBSON, C.W.D., WATT, T.A. & BROWN, V.K., 1987.– The use of sheep grazing to recreate species-rich grassland from abandoned arable land. *Biol. Cons.*, 42 : 165-183.

GILBERT, O.L., 1980.– Juniper in Upper Teesdale. *J. Ecol.*, 68 : 1013-1024.

GIRARD, C., 1984.– Etude des variations phénologiques de la végétation de quelques pelouses calcaires d'Auxois : utilisation des données de télédétection. *Coll. Phyto.*, 11 : 311-324.

GORIUP, P.D, BATTEN, L.A. & NORTON, J.A., 1991.– *The conservation of lowland dry grassland birds in Europe*. Joint Nature Conservancy Committee, Reading : 136 p.

GRAHAM, D.J. & HUTCHINGS, M.J., 1988a.– Estimation of the seed bank of a chalk grassland ley established on former arable land. *J. Appl. Ecol.*, 25 : 241-252.

GRAHAM, D.J. & HUTCHINGS, M.J., 1988b.– A field investigation of germination from the seed bank of a chalk grassland ley on former arable land. *J. Appl. Ecol.*, 25 : 253-263.

GRANT, S.A., 1985.– Comparative studies of diet selection by sheep and cattle : the hill grasslands. *J. Ecol.* 73 : 987-1004.

GREEN, B.H., 1972.– The relevance of seral eutrophication and plant competition to the successional communities. *Biol. Cons.*, 4 : 378-384.

GREEN, B.H., 1980.– Management of extensive amenity grasslands by mowing. *In* : RORISON, I.H. & HUNT, R. (eds), *Amenity grassland : an ecological perspective*. John Wiley & Sons, Chichester : 155-161.

GREEN, B.H., 1990.– Agricultural intensification and the loss of habitat, species and amenity in British grasslands : a review of historical change and assesment of future prospects. *Grass and Forage Science*, 45 : 365-372.

GRIME, J. P, 1963a.– An ecological investigation at a junction between two grassland communities in Coombsdale on the Derbyshire limestone. *J. Ecol.*, 51 : 391-402.

GRIME, J.P., 1963b.– Factors determining the occurence of calcifuge species on shallow soils over calcareous substrata. *J. Ecol.*, 51 : 375-390.

GRIME, J.P., 1974.– Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*. 250 : 26-31.

GRIME, J.P., 1977.– Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Natur.*, 111 : 1169-1194.

GRIME, J.P., 1979.– *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester, John Wiley and Sons.

GRIME, J.P., 1980.– An ecological approach to management. *In* : RORISON, I.H. & HUNT, R. (eds), *Amenity grassland : an ecological perspective*. John Wiley & Sons, Chichester : 13-55.

GRIME, J.P., 1990.– Mechanisms promoting floristic diversity in calcareous grasslands. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management*. Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 51-56.

GRIME, J.P. & CURTIS, A.V., 1976.– The interaction of drought and mineral nutrient stress in calcareous grassland. *J. Ecol.*, 64 : 976-998.

GRIME, J.P., HODGSON, J.G. & HUNT, R. 1988.– *Comparative plant ecology : a functionnal approach to common british species*. London, Unwin Hyman : 742 p.

GRIME, J.P., MACKEY, J.M.L., HILLIER, S.H. & READ, D.J., 1987.– Floristic diversity in a model using experimental microcosms. *Nature*. 328 : 420-422.

GRUBB, P.J., 1976.– A theorical background to the conservation of ecologically distinct groups of annuals and biennals in the chalk grassland ecosystem. *Biol. Cons.*, 10 : 53-76.

GRUBB, P.J., 1977.– The maintenance of species-richness in plant communities : the importance of the regeneration niche. *Biol. Rev.*, 52 : 107-145.

GRUBB, P.J., 1982.– Control of relative abundance in roadside *Arrhenatherum* : results of a long-term garden experiment. *J. Ecol.*, 70 : 845-861.

GRUBB, P.J., 1990.– Demographic studies on the perennials of chalk grassland. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management*. Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 93-99.

GRUBB, P.J. & KEY, B.A., 1975.– Clearance of scrub and re-establishment of chalk grassland on the Devel's Dyke. *Nature Cambs*, 18 : 18-22.

GRUBB, P.J., GREEN, H.E. & MERRIFIELD, R.C.J., 1969.– The ecology of chalk heath : its relevance to the calcicole-calcifuge and soil acidification problems. *J. Ecol.*, 57 : 175-212.

GUGERLI, F., 1993.– Samenbank als grundlage für die rückführung von fettwiesen zu extensiv genutzten, artenreichen wiesen, *Bot. Helv.*, 103 : 177-191.

GUINOCHET, M., 1932.– Remarques sur les pelouses xérophiles de la côte méridionale des Dombes et de la plaine de l'est Lyonnais. *Bull. Soc. Bot. Fr,* 79 : 321-335.

GUITTET, J. & LABERCHE, J.C., 1972.– L'implantation naturelle du pin sylvestre sur pelouse xérophile en forêt de Fontainebleau. I. Description de la station de la plaine de Solle et programmes de recherches. *Bull. Ecol.*, 3 : 435-447.

GUITTET, J. & LABERCHE, J.C., 1974.– L'implantation naturelle du pin sylvestre sur pelouse xérophile en forêt de Fontainebleau. II. Démographie des graines et des plantules au voisinage des vieux arbres. *Oecol. Plant.*, 9 : 11-130.

GUITTET, J. & PAUL, P., 1974.– La végétation des pelouses xérophiles de Fontainebleau et ses relations avec quelques facteurs édaphiques. *Vegetatio*, 29 : 75-88.

GUYOT, L., 1967.– Les microassociations végétales au sein du *Brometum-erecti*. *Vegetatio*, 7 : 321-354.

GUYOT, L. & MASSENOT, M., 1950.– Sur la persistance prolongée de semences dormantes dans le sol de la pelouse herbeuse à *Brachypodium pinnatum* du Nord de la France. *C. R. Acad. Sci.*, 230 : 1894-1896.

HENDRY, G.A.F., THOMPSON, K. & BAND, S.R., 1995.– Seed survival and persistence on a calcareous land surface after 32-year burial. *J. Veg. Sci.*, 6 : 153-156.

HENNEKENS, S., SCHAMINEE, J. & WESTHOFF, V., 1984.– Development of chalk grassland on abandoned fields in south Limburg, The Netherlands. *Coll. Phyto.*, 11 : 471-485.

HILLEGERS, H.P.M., 1983.– Beweidingseffecten van Mergellandschapen in enkele Zuidlimburse natuurreservaten. *Publ. Natuurhist. Gen. Limburg*, 33 : 24-30.

HILLEGERS, H.P.M., 1984.– Begrazing met mergellandschapen. *De Levende Natuur*, 6 : 178-184.

HILLEGERS, H.P.M., 1985.– Exozoöchor transport van diasporen door Mergellandschapen. *Natuurhistorich Maandblad*, 74 : 54-56.

Source : MNHN

HILLEGERS, H.P.M., 1993.– *Heerdgang in Zuideluijk Limburg*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Maastricht : 159 p.

HILLEGERS, H.P.M., 1994.– Op de bres voor de jeneverbes. *Natuurhistorich Maandblad*, 83 : 175-178.

HILLIER, S.H., 1990.– Gaps, seed banks and plant species diversity in calcareous grasslands. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 57-66.

HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A., 1990.– *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Huntingdon : 193 p.

HODDA, M. & WANLESS, F.R., 1994a.– Nematodes from an English chalk grassland : species distributions. *Nematologica*, 40 : 116-132.

HODDA, M. & WANLESS, F.R., 1994b.– Nematodes from an English chalk grassland : community ecology. *Pedobiologia.*, 38 : 530-545.

HODGSON, J.G., 1990.– The role of autecological accounts. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 161-168.

HOFMANS, K. & DELESCAILLE, L.M., 1992.– L'écologie du flambé, *Iphiclides podalarius* (L., 1758) et ses implications pour la sauvegarde de l'espèce en Belgique. Résultats de la gestion expérimentale. *Les Naturalistes Belges*, 73 : 185-198.

HOPE-SIMPSON, J.F., 1940.– Studies of the vegetation of the english chalk. VI. Late stages in succession leading to chalk grassland. *J. Ecol.*, 28 : 107-116.

HOPE-SIMPSON, J.F., 1941a.– Studies of the vegetation of the english chalk. VII. Bryophytes and lichens in chalk grassland with a comparison of their occurrence in other calcareous grasslands. *J. Ecol.*, 29 : 107-116.

HOPE-SIMPSON, J.F., 1941b.– Studies of the vegetation of the english chalk. VIII. A second survey of the chalk grasslands of the south downs. *J. Ecol.*, 29 : 217-267.

HOPKINS, B., 1978.– The effect of the 1976 drought on chalk grassland in Sussex, England. *Biol. Cons.*, 14 : 1-12.

HOPKINS, J.J., 1991.– Management of semi-natural lowland dry grasslands. *In* : GORIUP, P.D, BATTEN, L.A. & NORTON, J.A. (eds), *The conservation of lowland dry grassland birds in Europe*. Joint Nature Conservancy Committee, Reading : 119-124.

HUBER, R., 1994.– Changes in plant species richness in a calcareous grassland following changes in environmental conditions. *Folia Geobot. Phytotax.*, 29 : 469-482.

HUNDT, R., 1974.– Les relations phytosociologiques entre les associations des pelouses du sud de l'Angleterre et celles de l'Europe centrale. *Doc. Phyto.*, 7/8 : 65-93.

HUTCHINGS, M.J., 1983.– Plant diversity in four chalk grassland sites with different aspects. *Vegetatio*. 53 : 179-189.

HUTCHINGS, M.J., 1987a.– The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Mill. I. A demographic study from 1975 to 1984. *J. Ecol.*, 75 : 711-727.

HUTCHINGS, M.J., 1987b.– The population biology of the early spider orchid *Ophrys sphegodes* Mill. II. Temporal patterns in behaviour. *J. Ecol.*, 75 : 729-742.

HUTCHINGS, M.J., 1990.– The role of demographic studies in plant conservation : the case of *Ophrys sphegodes* in chalk grassland. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 106-111.

JACQUEMART, S. & LELOUP, E., 1956.– *Observations écologiques sur une pelouse xérothermique : le Thiers Pirard (Comblain-au-Pont).* Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles : 89 p.

JEFFERSON, R.G., 1984.– Quarries and wildlife conservation in the Yorkshire Wolds, England. *Biol. Cons.*, 29 : 363-380.

JEFFERSON, R.G. & USHER, M.B., 1986.– Ecological succession and the evaluation of non-climax communities. *In* : USHER, M.B. (eds), *Wildlife conservation evaluation*. Chapman & Hall Ltd, London : 70-91.

JEFFERSON, R.G. & USHER, M.B., 1987.– The seed bank in soils of disused chalk quarries in the Yorkshire Wolds, England : implications for conservation management. *Biol. Cons.*, 42 : 287-302.

JEFFERSON, R.G. & USHER, B., 1989.– Seed rain dynamics in disused chalk quarries in the Yorkshire Wolds, England, with special reference to nature conservation. *Biol. Cons.*, 47 : 123-136.

JERMY, A.C. & STOTT, P.A., 1973.– *Chalk grassland : studies on its conservation and management in South-East England*. Kent Trust for Nature Conservation, Maidstone, Kent.

JONES-WALTERS, L.M., 1990.– A new approach to the management of chalk grassland with particular reference to the integration of conservation measures for invertebrates. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 140-148.

JOVET, P., 1949.– *Le Valois : phytosociologie et phytogéographie.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Paris : 389 p.

KEDDY, P.A., 1990.– The use of functional as opposed to phylogenic systematics : a first step in predictive community ecology. *In :* KAWANO, S. (eds), *Biological Approaches and Evolutionnary Trends in Plants*. Harcourt Brace Jovanovitch, London : 387-406.

KEIZER, P.J., VAN TOOREN, B.F. & DURING, H.J., 1985.– Effects of bryophytes on seedling emergence and establishment of short-lived forbs in chalk grassland. *J. Ecol.*, 73 : 493-504.

KELLY, D., 1989a.– Demography of short-lived plants in chalk grassland.I. Life cycle variation in annuals and strict biennials. *J. Ecol.*, 77 : 747-769.

KELLY, D., 1989b.– Demography of short-lived plants in chalk grassland. II. Control of mortality and fecundity. *J. Ecol.*, 77 : 770-784.

KELLY, D., 1989c.– Demography of short-lived plants in chalk grassland. III. Population stability. *J. Ecol.*, 77 : 785-798.

KEYMER, R.J. & LEACH, S.J., 1990.– Calcareous grassland : a limited resource in Britain. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 11-17.

KING, T.J., 1975.– Inhibition of seed germination under leaf canopies in *Arenaria serpyllifolia*, *Veronica arvensis* and *Cerastium holosteïdes*. *J. Ecol.*, 75 : 87-90.

KING, T.J., 1976.– The viable seeds contents of ant-hill and pasture soil. *New. Phytol.*, 77 : 143-147.

KING, T.J., 1977a.– The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands.I. Pattern of species in relation to ant-hills in southern England. *J. Ecol.*, 65 : 235-256.

KING, T.J., 1977b.– The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. II. Succession on the mounds. *J. Ecol.*, 65 : 257-278.

KING, T.J., 1977c.– The plant ecology of ant-hills in calcareous grasslands. III. Factors affecting the population sizes of selected species. *J. Ecol.*, 65 : 679-315.

Source : MNHN

KRAHULEC, F., GOLDBERG, D.E. & WILLEMS J.H. (eds), 1995.– *Species coexistence in temperate grasslands.* Special Features in Vegetation Science, 8 ; Opulus Press, Uppsala : 150 p.

KRATOCHWILL, A., 1984.– Quelques observations sur la phénologie des plantes à fleurs et des insectes butinants dans un *Mesobrometum* avec des espèces d'ourlets au Kaiserstuhl (Allemagne). *Coll. Phyto.*, 11 : 421-456.

LACK, A.J., 1982.– The ecology of flowers of chalk grassland and their insect pollinators. *J. Ecol.*, 70 : 773-790.

LANIER, L., 1976.– Observations sur les préférences alimentaires du lapin de garenne et les dégats causés aux plantations forestières. *Rev. For. Fr.*, 28 : 177-184.

LAURENT, J., 1921.– *La végétation de la champagne crayeuse : étude de géographie botanique.* Orlhac, Paris : 355 p.

LECOMTE, P. & VOISIN, S., 1991.– Dry grasslands birds in France : status, distribution and conservation measures. *In* : GORIUP, P.D, BATTEN, L.A. & NORTON, J.A. (eds), *The conservation of lowland dry grassland birds in Europe.* Joint Nature Conservancy Committee, Reading : 49-68.

LEMEE, G., 1932.– Études phytogéographiques sur les plaines jurassiques normandes : les pelouses xérophiles calcaires. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 50 : 637-650.

LEMEE, G., 1937.– *Recherches écologiques sur la végétation du Perche.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Paris : 388 p.

LEPART, J. & ESCARRE, J., 1983.– La succession végétale, mécanismes et modèles : analyse bibliographique. *Bull. Ecol.* 14 : 133-178.

LIGER, J., 1952.– Études sur la végétation des falaises calcaires de la basse Seine. *Bull. Soc. Sci. Nat. Mus. Rouen*, 85 : 17-53.

LIGER, J. & DUVIGNEAUD, J., 1969.– La végétation des éboulis crayeux de la basse vallée de la Seine (Seine-Maritime et Eure, France). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.*, 39 : 191-200.

LLOYD, P.S., 1968.– The ecological significance of fire in limestone grassland communities of the Derbyshire dales. *J. Ecol.* 56 : 811-826.

LLOYD, P.S., 1971.– Effects of fire on the chemical status of herbaceous communities of the Derbyshire Dales. *J. Ecol.*, 59 : 261-273.

LLOYD, P.S., 1972.– Effects of fire on a Derbyshire grassland community. *Ecology*, 53 : 915-920.

LLOYD, P.S. & PIGOTT, C.D., 1967.– The influence of soil conditions on the course of succession on the chalk of southern England. *J. Ecol.*, 55 : 137-146.

LOCKET, G.H., 1945.– Observations on the colonization of bare chalk. *J. Ecol.*, 33 : 205-209.

LOUSLEY, J.E., 1969.– *Wild flowers of chalk and limestone.* Bloomsbury Books, London : 254 p.

LUQUET, A., 1937.– *Recherches sur la géographie botanique du Massif Central. Les colonies xérothermiques de l'Auvergne.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Aurillac : 323 p.

MAC COOK, L.J., 1994.– Understanding ecological community succession : causal models and theories, a review. *Vegetatio.* 110 : 115-147.

MAC LEAN, I.F.G., 1990.– The fauna of calcareous grasslands. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 41-46.

MAHDI, A. & LAW, R., 1987.– On the spatial organization of plant species in a limestone grassland community. *J. Ecol.*, 75 : 459-476.

MAHDI, A., LAW, R. & WILLIS, A.J., 1989.– Large niches overlaps among coexisting plant species in a limestone grassland community. *J. Ecol.*, 77 : 386-400.

MANNEVILLE, O., 1994.– Flore et végétation dans deux stations méridionales des environs de Grenoble (Isère, France) : les sites de Comboire et de la Bastille. *Saussurea*, 25 : 155-180.

MARGULES, C.R., NICHOLLS, A.O. & USHER, M.B., 1994.– Apparent species turnover, probability of extinction and the selection of nature reserves : a case study of the Ingleborough limestone pavements. *Cons. Biol.*, 8 : 398-409.

MARRS, R.H., 1985.– Techniques for reducing soil fertility for nature conservation purposes : a review in relation to research at Roper's heath, Suffolk, England. *Biol. Cons.* 34 : 307-332.

MAUBERT, Ph., 1978.– *Contribution à l'étude phytosociologique des pelouses calcicoles du bassin parisien.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Paris : 84 p.

MAUBERT, Ph., 1982.– *Études sur l'écologie des pelouses calcicoles et les problèmes liés à leur conservation.* Centre Départemental de Protection de la Nature et de l'Environnement, Blois : 32 p.

MAUBERT, Ph. & DUTOIT, T., 1995.– *Connaître et gérer les pelouses calcicoles.* Atelier Technique des Espaces Naturels, Ministère de l'Environnement, Montpellier : 64p.

METAILIE, J.P., 1981.– *Le feu pastoral dans les Pyrénées centrales.* Thèse de Doctorat de Géographie, Université de Toulouse : 292 p.

MILBERG, P., 1992.– Seed bank in a 35-year-old experiment with different treatments of a semi-natural grassland. *Acta Oecol.*, 13 : 743-752.

MILBERG, P., 1994.– Germination ecology of the endangered grassland biennial *Gentianella campestris. Biol. Cons.*, 70 : 287-290.

MILBERG, P., 1995.– Soil seed bank after eighteen years of succession from grassland to forest. *Oikos*, 72 : 3-13.

MILBERG, P. & HANSSON, M., 1994.– Soil seed bank and species turnover in a limestone grassland. *J. Veg. Sci.*, 5 : 35-42.

MILBERG, P. & PERSSON, T.S., 1994.– Soil seed bank and species recruitment in road verge grassland vegetation. *Ann. Bot. Fenn.*, 31 : 155-162.

MILTON, W.E.J. & DAVIES, R.O., 1947.– The yield, botanical and chemical composition of natural hill herbage under manuring, controlled grazing and hay conditions. *J. Ecol.* 35 : 65-89.

MITCHLEY, J., 1988a.– Control of relative abundance of perennials in chalk grassland in southern England. II. Vertical canopy structure. *J. Ecol.*, 76 : 341-350.

MITCHLEY, J., 1988b.– Control of relative abundance of perennials in chalk grassland in southern England. III. Shoot phenology. *J. Ecol.*, 76 : 607-716.

MITCHLEY, J., 1988c.– Restoration of species-rich calcicolous grassland on ex-arable land in Britain. *Tree*, 3 : 125-127.

MITCHLEY, J., 1990.– Control of relative abundance of perennial dicotyledons in chalk grassland. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 67-73.

MITCHLEY, J. & GRUBB, P.J., 1986.– Control of relative abundance of perennials in chalk grassland in southern England.I. Constancy of rank order and results of pot and field experiments on the role of interference. *J. Ecol.* 74 : 1139-1166.

MITCHLEY, J. & WILLEMS, J.H., 1995.– Vertical canopy structure of dutch chalk grasslands in relation to their management. *Vegetatio*, 117 : 17-27.

MORRIS, M.G., 1967.– Differences between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland.I. Responses of some phytophagous insects to cessation of grazing. *J. Appl. Ecol.*, 4 : 459-474.

MORRIS, M.G., 1968.– Differences between the invertebrate faunas

Source : MNHN

of grazed and ungrazed chalk grassland. II. The faunas of sample turves. *J. Appl. Ecol.*, 5 : 601-611.

MORRIS, M.G., 1969a.– Differences between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. III. The heteropterous fauna. *J. Appl. Ecol.*, 6 : 475-487.

MORRIS, M.G., 1969b.– Populations of invertebrate animals and the management of chalk grassland in Britain. *Biol. Cons.* 1 : 225-231.

MORRIS, M.G., 1971a.– Differences between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. IV. Abundance and diversity of Homoptera-Auchenorhyncha. *J. Appl. Ecol.*, 8 : 37-52.

MORRIS, M.G., 1971b.– The management of grassland for the conservation of invertebrate animals. *In :* DUFFEY, E. & WATT, A.S. (eds), *The Scientific Management of Animal and Plants Communities for Conservation*. Blackwell scientific Publications, Oxford : 527-552.

MORRIS, M.G., 1973a.– Chalk grassland management and the invertebrate fauna. In : JERMY, A.C. & STOTT, P.A. (eds), *Chalk grassland : studies on its conservation and management in south-east, England*. Kent Trust for Nature Conservation, Maidstone : 27-34.

MORRIS, M.G., 1973b.– The effects of seasonal grazing on the Heteroptera and Auchenorhyncha (Hemiptera) of chalk grassland. *J. Appl. Ecol.*, 10 : 761-780.

MORRIS, M.G., 1975.– Preliminary observations on the effects of burning on the hemiptera (Heteroptera and Auchenoryncha) of limestone grassland. *Biol. Cons.*, 7 : 311-319.

MORRIS, M.G., 1979.– Responses of grassland invertebrates to management by cutting. II. Heteroptera. *J. Appl. Ecol.*, 16 : 417-432.

MORRIS, M.G., 1981a.– Responses of grassland invertebrates to management by cutting. III. Adverse effects on Auchenorhyncha. *J. Appl. Ecol.*, 18 : 107-123.

MORRIS, M.G., 1981b.– Responses of grassland invertebrates to management by cutting. IV. Positive responses of Auchenorhyncha. *J. Appl. Ecol.*, 18 : 763-771.

MORRIS, M.G., 1990.– The effects of management on the invertebrate community of calcareous grassland. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management*. Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 128-133

MORRIS, M.G. & LAKHANI, K., 1979.– Responses of grassland invertebrates to management by cutting.I. Species diversity of Hemiptera. *J. Appl. Ecol.*, 16 : 77-98.

MORRIS, M.G. & PLANT, R., 1983.– Responses of grassland invertebrates to management by cutting.V. Changes following the cessartion of management. *J. Appl. Ecol.*, 20 : 157-177.

MORRIS, M.G., & RIPSIN, W.E., 1987.– Abundance and diversity of the coleopterous fauna of a calcareous grassland under different cutting regimes. *J. Appl. Ecol.*, 24 : 451-465.

MORRIS, M.G., & RIPSIN, W.E., 1988.– A beetle fauna of oolitic limestone grassland, and the responses of species to conservation management by different cutting regimes. *Biol. Cons.*, 43 : 87-105.

MORRIS, M.G., THOMAS, J.A., WARD, L.K., SNAZELL, R.G. & PYWELL, M.J., 1994.– Re-creation of early successional stages for threatened butterflies on ecological enginnering approach. *J. Env. Manag.*, 42 : 119-135.

MORTIMER, S.R., 1992.– Root lengh/leaf area ratios of chalk grassland perennials and their importance for competitive interactions. *J. Veg. Sci.*, 3 : 665-672.

MULLENDERS, W., DURIN, L. DUVIGNEAUD, J. & VAN DER BERGHEN, C., 1972.– Les pelouses calcaires de la Lorraine Mosane et du Chatillonnais. *Doc. Phyto.*, 2 : 45-52.

MULLER, S., 1986.– *La végétation du pays de Bitche (Vosges du Nord) : analyse phytosociologique, application à l'étude synchronique des successions végétales*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Paris XI : 283 p.

MULLER, S., 1994.– La restauration des milieux terrestres profite-t-elle à la biodiversité ? *In : Recréer la nature : réhabilitation, restauration et création d'écosystèmes.* Résumés des communications et des Posters. Ministère de l'Environnement/MAB France/WWF, Marais d'Orx : p 29.

MULLER, S., 1995a.– Prairies, pelouses, alpages et autres herbages : hauts lieux de la biodiversité. *In : Forum des gestionnaires : la gestion des milieux herbacés*. Ministère de l'Environnement, Paris : 13-17.

MULLER, S., 1995b.– Déterminisme et évolution de la biodiversité dans les écosystèmes prairiaux. *In : Biodiversité et gestion des écosystèmes prairiaux*. Résumés des communications orales et des posters. Université de Metz : p 6.

MULLER, S., ALARD, D., GREVILLIOT, F. & DUTOIT T.– Restoration of species-rich grassland ecosystems in France : a review (submitted to *Restoration Ecology*).

NATURE CONSERVANCY COUNCIL, 1982.– *Chalk grassland : its conservation and management*. NATURE CONSERVANCY COUNCIL ; London : 22 p.

NATURE CONSERVANCY COUNCIL, 1986.– *The management of chalk grasslands for butterflies*. Focus on Nature Conservation, 17, NATURE CONSERVANCY COUNCIL, Peterborough.

NOIRFALISE, A. & DETHIOUX, M., 1984.– Les pelouses calcaires de la Belgique et leur protection. *Coll. Phyto.*, 11 : 201-218.

O'DONOVAN, G. & JEFFREY, D.W., 1990.– Above and below productivity and nitrogen flux in a Sesleria albicans (Kit.) dominated grassland in the Burren, Co. Clare, Ireland. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 74-78.

PALMER, M.W., 1994.– Variation in species richness : towards an unification of hypotheses. *Folia Geobot. Phytotax.* 29 : 511-530.

PASSAMA, L., 1970.– Composition minérale de diverses espèces calcicoles et calcifuges de la région méditerranéenne française. *Oecol. Plant.*, 5 : 225-246.

PASSAMA, L., HAMZE, M. & WACQUANT, J.P., 1973.– Comportements comparés de deux espèces calcicoles et de deux espèces calcicifuges sur terre humifère acide enrichie ou non en calcaire. *Oecol. Plant.*, 8 : 1-16.

PAUL, P., 1970.– Mise en évidence de l'action inhibitrice sur la germination par *Thymus serpyllum ssp serpyllum* (L.) Briq. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 117 : 325-334.

PAUL, P., 1975.– Études expérimentales sur le déterminisme de la composition floristique des pelouses xérophiles. III. Relation entre le substrat et la composition minérale des espèces. *Oecol. Plant.*, 10 : 63-78.

PAUL, P., 1977.– Rôle du brachypode (*Brachypodium pinnatum*) dans l'appauvrissement de la flore des pelouses xérophiles. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 124 : 465-468.

PAUL, P. & RICHARD, Y., 1968.– Études expérimentales sur le déterminisme de la composition floristique des pelouses xérophiles.I. L'action autécologique du sol sur les espèces calcicoles ou calcifuges. *Oecol. Plant.*, 3 : 29-48.

PAUL, P. & RICHARD, Y., 1969.– Études expérimentales sur le déterminisme de la composition floristique des pelouses xérophiles. II. L'action autécologique comparée du sol en conditions

Source : MNHN

naturelles et controlées. *Oecol. Plant.*, 4 : 47-70.
PERRIN, R.W.S, 1956.– Nature of chalk heath soils. *Nature*, 178 : 312.
PERRING, F., 1958.– A theorical approach to a study of chalk grassland. *J. Ecol.*, 46 : 665-679.
PERRING, F., 1959.– Topographical gradients of chalk grassland. *J. Ecol.*, 47 : 447-481.
PERRING, F., 1960.– Climatic gradients of chalk grassland. *J. Ecol.*, 48 : 415-442.
PETIT, J., 1984.– Propos sur un symposium consacré à la protection et à la gestion des pelouses calcaires de la basse Meuse. *Nat. Mos.*, 37 : 1-16.
PIGOTT, C.D., 1962.– Soil formation and development on the Carboniferous limestone of Derbyshire.I. Parent materials. *J. Ecol.*, 50 : 145-156.
PIGOTT, C.D., 1970.– Soil formation on Carboniferous limestone of Derbyshire. Relationship of soil to vegetation near Coombsdale. *J. Ecol.*, 58 : 529-541.
PIGOTT, C.D. & WALTERS, S.M., 1954.– On the interpretation of the discontinuous distributions shown by certain british species of open habitats. *J. Ecol.*, 42 : 95-117.
PONS, T.L., 1991.– Dormancy, germination and mortality of seeds in a chalk grassland flora. *J. Ecol.*, 79 : 765-780.
PORTER, R.F., ELLIOT, G.D., GWYN, G. & WILLIAMS, G., 1991.– Action for dry grassland birds in Britain. *In* : GORIUP, P.D, BATTEN, L.A. & NORTON, J.A. (eds), *The conservation of lowland dry grassland birds in Europe*. Joint Nature Conservancy Committee, Reading : 97-100.
POSCHLOD, P. & JACKEL, A.K., 1993.– Untersuchungen zur dynamik von generativen diasporenbanken von samenpflanzen in kalkmagerrasen.I. Jahreszeitliche dynamik des diasporenregens und der diasporenbank auf swei kalkmagerrasenstandorten des Schwäbischen Alb. *Flora*, 188 : 49-71.
PUTS, C., 1981.– Impact des modes de gestion des pelouses calcaires sur les populations d'invertébrés. *Réserves Naturelles.*, 28 : 29-36.
RAMEAU, J.C., 1973.– *Essai de synthèse sur les groupements forestiers calcicoles de la Bourgogne et du sud de la Lorraine*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Besançon : 530 p.
RATCLIFFE, D.A., 1977.– *A nature conservation review. Chap 6. Lowland grasslands, heaths and scrubs*. Cambridge University Press, Cambridge : 132-194 p.
RATCLIFFE, D.A., 1984.– Post-medieval and recent changes in british vegetation : the culmination of human influence. *New. Phytol.*, 98 : 73-100.
REJMANEK, M. & ROSEN, E., 1988.– The effects of colonizing shrubs (*Juniperus communis* and *Potentilla fruticosa*) on species richness in the grasslands of Stora Alvaret, Öland (Sweden). *In* : SJÖGREN, E. (eds), Plant cover on the limestone Alvar of Öland : ecology-sociology-taxonomy. *Act. Phytogeo. Suec.*, 76 : 67-72.
RIVAS-MARTINEZ, S., 1977.– Sur la syntaxonomie des pelouses thérophytiques de l'Europe occidentale. *Coll. Phyto.*, 6 : 56-71.
RIZAND, A., MARRS, R.H., COUGH, M.W. & WELLS, T.C.E., 1989.– Long-term effects of various conservation management treatments on selected soil properties of chalk grassland. *Biol. Cons.*, 49 : 105-112.
RODWELL, J., 1990.– Types of calcareous grassland. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 29-34.
RODWELL, J., 1994.– *British plant communities*. Vol. 3. *Grassland and montane communities*. Cambridge University Press, Cambridge.
RORISON, I.H., 1990.– Soils, mineral nutrition and climate. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 21-28.
RORISON, I.H. & HUNT, R., 1980.– *Amenity grassland : an ecological perspective*. John Wiley & Sons, Chichester : 261 p.
RORISON, I.H. & ROBINSON, D., 1984.– Calcium as an environmental variable. *Plant, Cell and Environment*, 7 : 381-390.
RORISON, I.H., GUPTA, P.L. & HUNT, R., 1986b.– Local climate, topography and plant growth in Lathkill dale NNR. II. Growth and nutrient uptake within a single season. *Plant, Cell and Environment*, 9 : 57-64.
RORISON, I.H., SUTTON, F. & HUNT, R., 1986a.– Local climate, topography and plant growth in Lathkill dale NNR.I. A twelve year summary of solar radiation and temperature. *Plant, Cell and Environment*, 9 : 49-56.
ROSE, F., 1965.– Comparaison phytogéographique entre les pelouses crayeuses du *Meso-xerobromion* des vallées de la basse seine, de la Somme, de l'Authie, de la Canche, de la cuesta boulonnaise du Pas-de-Calais et du sud-est de l'Angleterre. *Rev. Soc. Sav. Hte. Norm.*, 37 : 105-109.
ROSE, F. & GEHU, J.M., 1964.– Essai de phytogéographie comparée. La végétation du sud-est de l'Angleterre et ses analogies avec celle du nord de la France. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 111 : 38-70.
ROSEN, E., 1982.– Vegetation development and sheep grazing in limestone grasslands of south Öland, Sweden. *Acta. Phytogeogr. Suec.* 76 : 104 p.
ROSEN, E., 1988.– Shrub expansion in Alvar grasslands of Öland. *In* : SJÖGREN, E. (eds), Plant cover on the limestone Alvar of Öland : ecology-sociology-taxonomy. *Act. Phytogeo. Suec.*, 76 : 87-100.
ROSEN, E., 1995.– Periodic droughts and long-term dynamics of Alvar grassland vegetation on Öland, Sweden. *Folia Geobot. Phytotax.*, 30 : 131-140.
ROSEN, E. & SJÖGREN, E., 1973.– Sheep grazing and changes of vegetation on the limestone heath of Öland. *Zoon. Supl.*, 1 : 137-151.
ROSEN, E. & SJÖGREN, E., 1988.– Plant cover in Alvar junipers on Öland : distribution features correlated to shrub landscape and shape. *In* : SJÖGREN, E. (eds), Plant cover on the limestone Alvar of Öland : ecology-sociology-taxonomy. *Act. Phytogeo. Suec.*, 76 : 101-112.
ROYER, J.M., 1977.– Les pelouses sèches à thérophytes de Bourgogne et de Champagne méridionale. *Coll. Phyto.*, 6 : 134-145.
ROYER, J.M., 1982.– Contribution à l'étude phytosociologique des pelouses du Périgord et des régions voisines. *Doc. Phyto.*, 6 : 203-220.
ROYER, J.M., 1984.– Caractérisation, répartition et origine du *Xerobromion*. *Coll. Phyto.*, 11 : 243-267.
ROYER, J.M., 1985.– Liens entre chorologie et différenciation de quelques associations du *Mesobrometum erecti* en Europe occidentale et centrale. *Vegetatio*. 59 : 85-96.
ROYER, J.M., 1987.– *Les pelouses des Festuco-Brometea, d'un exemple régional à une vision eurosibérienne : etude phytosociologique et phytogéographique*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Besançon : 424 p.
RUSCH, G., 1988.– Reproductive regeneration in grazed and ungrazed limestone grassland communities on Öland : preliminary results. *In* : SJÖGREN, E. (eds), Plant cover on the limestone Alvar of Öland : ecology-sociology-taxonomy. *Act. Phytogeo. Suec.*, 76 : 113-124.

Source : MNHN

RUSCH, G., 1992.– Spatial pattern of seedling recruitment at two different scales in a limestone grassland. *Oikos*, 65 : 433-442.

RUSCH, G. & VAN DER MAAREL, E., 1992.– Species turnover and seedling recruitment in limestone grasslands. *Oikos*, 63 : 139-146.

RUSCH, G., FERNANDEZ-PALACIOS, J. M., 1995.– The influence of spatial heterogeneity on regeneration by seed in a limestone grassland. *J. Veg. Sci.*, 6 : 417-426.

RYSER, P., 1993. Influences of neighbouring plants on seedling recruitment in limestone grassland. J. Veg. Sci., 4 : 195-202.

RYSER, P., LANGENAUER, R. & GIGON A., 1995.– Species richness and vegetation structure in a limestone grassland after 15 years management with six biomass removal regimes. *Folia Geobot. Phytotax.*, 30 : 157-167.

SANKEY, J., 1966.– *Chalkland ecology*. Heinemann Educational Books Ltd, London : 137 p.

SAUNDERS, A.D., 1969.– Sites of archaeological interest. *In* : SHEAIL, J. & WELLS, T.C.E. (eds), Old grassland : its archaeological and ecological importance. The Nature Conservancy, Monks Wood Experimental Station : 1-5.

SCHOPP-GUTH, A., MAAS, D. & PFADENHAUER, J., 1994.– Influence of management on the seed production and seed bank of calcareous fen species. *J. Veg. Sci.*, 5 : 569-578.

SCOPPOLA, A., GEHU, J.M., GEHU-FRANCK, J., BLERVAQUE, M. & MARCHAND, M., 1984.– Les pelouses crayeuses du Boulonnais et de l'Artois (nord, France). III. Données sur la phytomasse aérienne des principaux groupements. *Coll. Phyto.* 11 : 601-612.

SENDEN, J.W., SCHENKEVELD, A.J. & VERKAAR, H.J., 1986.– The combined effect of temperature and red/far red ratio on the germination of some short-lived chalk grassland species. *Oecol. Plant.*, 7 : 251-259.

SHEAIL, J., 1979.– Documentary evidence of the changes in the use, management and appreciation of the grass-heaths of Breckland. *J. Biogeo.* 6 : 277-292.

SHEAIL, J., 1980.– *Historical Ecology : the documentary evidence*. Institute of Terrestrial Ecology, Huntingdon : 21 p.

SHEAIL, J., 1982.– Wild plants and the perception of land-use change in Britain : an historical perspective. *Biol. Cons.*, 24 : 129-146.

SHEAIL, J., 1984.– Wildlife conservation : an historical perspective. *Geography*, 69 : 119-127.

SHEPPARD, D.A., 1990.– Changes in the fauna of magnesian limestone grassland after transplantation : preliminary observations at Thrislington plantations. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management*. Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 171-172.

SHIMWELL, D.W., 1971a.– *Festuco-Brometea* Br. Bl. & R. Tx. 1943 in the british isles : phytogeography and phytosociology of limestone grasslands.I. General introduction and *Xerobromion* in England. *Vegetatio*, 23 : 1-28.

SHIMWELL, D.W., 1971b.– *Festuco-Brometea* Br. Bl. & R. Tx. 1943 in the british isles : phytogeography and phytosociology of limestone grasslands. II. *Eu-Mesobromion* in the british isles. *Vegetatio*, 23 : 29-60.

SILVERTOWN, J.W., 1980a.– Leaf canopy induced seed dormancy in a grassland flora. *New. Phytol.*, 85 : 819-828.

SILVERTOWN, J.W., 1980b.– Seedling survivorship in natural populations of nine perennial chalk grassland plants. *New. Phytol.*, 88 : 555-558.

SILVERTOWN, J.W., 1983.– The distribution of plants in limestone pavement : tests of species interaction and niche separation against null hypotheses. *J. Ecol.*, 71 : 819-828.

SILVERTOWN, J.W., 1988.– Gaps in the canopy : the missing dimension in vegetation dynamics. *Vegetatio*, 77 : 57-60.

SILVERTOWN, J.W. & LAW, R., 1987.– Do plant need niches ? *Tree*, 2 : 24-26.

SION, J., 1909.– *Les paysans de la Normandie Orientale*. Armand Colin, Paris : 544 p.

SJÖGREN, E., 1971.– The influence of sheep grazing on limestone heath vegetation on the Baltic island of Öland. *In* : DUFFEY, E. & WATT, A.S. (eds), *The scientific management of animal and plant communities for conservation*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 487-495.

SJÖGREN, E. (eds), 1988.– Plant cover on the limestone Alvar of Öland : ecology-sociology-taxonomy. *Acta. Phytogeogr. Suec.*, 76 : 160 p.

SMITH, A.E., 1969.– Sites of ecological interest. *In* : SHEAIL, J. & WELLS, T.C.E. (eds), Old grassland : its archaeological and ecological importance. The Nature Conservancy, Monks Wood Experimental Station : 6-12.

SMITH, C.J., 1980.– *Ecology of the English chalk*. Academic Press, London : 573 p.

SMITH, C.J., ELSTON, J. & BUNTING, A.H., 1971.– The effects of cutting and fertilizer treatments on the yield and botanical composition of chalk turf. *J. Br. Grassld. Soc.*, 26 : 213-219.

STAMPFLI, A., 1995.– Species composition and standing crop variation in an unfertilized meadow and its relationship to climatic variability during six years. *Folia Geobot. Phytotax.*, 30 : 117-130.

STELZ, T., 1968.– Mycorrhizes et végétation des pelouses calcaires. *Rev. Soc. Sav. Hte. Nor.*, 50 : 69-85.

STOTT, P.A., 1970.– The study of chalk grassland in Northern France : an historical review. *Biol. J. Linn. Soc.*, 2 : 173-207.

STOTT, P.A., 1971.– A *Mesobrometum* referable to the sub-association *Mesobrometum Seslerio-polygaletosum* Tuxën for the Somme valley. *Vegetatio*, 23 : 67-70.

STOTT, P.A., 1975.– Sur l'importance phytogéographique de la flore micro-endémique des éboulis crayeux et calcaires dans le nord de la France. *Doc. Phyto.*, 9 : 245-256.

STREETER, D.T., 1971.– The effects of public pressure on the vegetation of chalk downland at Box Hill, Surrey. *In* : DUFFEY, E. & WATT, A.S. (eds), *The scientific management of animal and plant communities for conservation*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 459-468.

SUTHERLAND, W.J. & HILL, D.A., 1995.– *Managing habitats for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge : 399 p.

SYDES, C.L., 1984.– A comparative study of leaf demography in limestone grassland. *J. Ecol.*, 72 : 331-345.

SYDES, C.L. & GRIME, J.P., 1984.– A comparative study of root development using a simulated rock crevice. *J. Ecol.*, 72 : 937-946.

SYKES, M.T., VAN DER MAAREL, E., PEET, R.K. & WILLEMS, J.H., 1994.– High species mobility in species-rich plant communities : an intercontinental comparison. *Folia Geobot. Phytotax.*, 29 : 439-448.

TANSLEY, A.G., 1922.– Studies of the vegetation of the english chalk. II. Early stages of redevelopment of woody vegetation on chalk grassland. *J. Ecol.*, 10 : 168-177.

TANSLEY, A.G., 1939.– *The British islands and their vegetation*. Cambridge University Press, 1953, Cambridge : 930 p.

TANSLEY, A.G. & ADAMSON, R.S., 1925.– Studies of the vegetation of the english chalk. III. The chalk grassland of the Hampshire-Sussex Border. *J. Ecol.*, 13 : 177-223.

TANSLEY, A.G. & ADAMSON, R.S., 1926.– Studies of the vegeta-

Source : MNHN

tion of the english chalk. IV. A preliminary survey of the chalk of the Sussex Downs. *J. Ecol.*, 14 : 1-32.

THOMAS, A.S., 1960.– Changes in the vegetation since the advent of myxomatosis. *J. Ecol.*, 48 : 287-306.

THOMAS, A.S., 1962.– Further changes in the vegetation since the advent of myxomatosis. *J. Ecol.*, 51 : 151-183.

THOMAS, J.A., 1990.– The conservation of Adonis blue and Lulworth skipper butterflies : two sides of the same coin. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 112-117.

THOMPSON, K. & GRIME, J.P., 1979.– Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *J. Ecol.*, 67 : 893-921.

THOMPSON, K., GREEN, A. & JEWELS, A.M., 1994.– Seeds in soil and worm casts from a neutral grassland. *Funct. Ecol.*, 8 : 29-35.

TIHON, C., 1984.– La gestion de la montagne Saint-Pierre du néolithique à nos jours. *Réserves Naturelles*, 6 : 14-15.

TILMAN, D., 1985.– The ressource ratio hypothesis of plant succession. *Amer. Natur.* 125 : 827-852.

TILMAN, D., 1988.– *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities.* Princeton University Press, New Jersey : 360 p.

TITLYANOVA, A., RUSCH, G. & VAN DER MAAREL, E., 1988.– Biomass structure of limestone grasslands on Öland in relation to grazing intensity. *In* : SJÖGREN, E. (eds), Plant cover on the limestone Alvar of Öland : ecology-sociology-taxonomy. *Act. Phytogeo. Suec.*, 76 : 125-134.

TOSCA, C. & LABROUE, L., 1981.– Calcicoles et calcifuges : composition minérale de quelques espèces des pelouses d'altitude. *Oecol. Plant.*, 16 : 149-154.

TOUTON, J.B. & GODARD, A., 1949.– La pelouse xérophile calcaire dans la partie septentrionale, occidentale et centrale du bassin de Laval. *Bull. Mayenne* : 1-19.

USHER, M.B., 1973.– *Biological management and conservation.* Chapman & Hall, London, 394 p.

USHER, M.B., 1988.– Biological invasions of nature reserves. *Biol. Cons.*, 44 : 1-13.

USHER, M.B. & JEFFERSON, R.G., 1990.– The concepts of colonisation and succession : their role in nature reserve management. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 149-153.

VABRE, J. & PEREZ-CHACON, E.M., 1985.– *Friches et enfrichement de la moyenne montagne ariégeoise (Pyrénées françaises). Une dynamique socio-écologique : l'exemple du brachypode (Brachypodium pinnatum P. Beauv).* Thèse de Doctorat de Géographie, Université de Toulouse : 321 p.

VAN DAM, D., HEIL, G.W., HEIJNE, B. & BOBBINK, R., 1990.– Atmospheric deposition and sulphur cycling in chalk grassland : a mechanistic model simulating field observations. *Biogeochemistry* : 9 : 19-38.

VAN DEN BERGHEN, C., 1955.– Etude sur les irradiations de plantes méridionales dans la vallée de la Meuse wallone. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, 87 : 29-55.

VAN DER MAAREL, E., 1971.– Plant diversity in relation to management. *In* : DUFFEY, E. & WATT, A.S. (eds), *The scientific management of animal and plant communities for conservation.* Blackwell Scientific Publications, Oxford : 45-63.

VAN DER MAAREL, E., 1988.– Floristic diversity and guild structure in the grassland of Öland's Stora Alvar. *In* : SJÖGREN, E. (eds), Plant cover on the limestone Alvar of Öland : ecology-sociology-taxonomy. *Act. Phytogeo. Suec.*, 76 : 53-65.

VAN DER MAAREL, E. & SYKES, M.T., 1993.– Small-scale plant species turnover in a limestone grassland : the carousel model and some comments on the niche concept. *J. Veg. Sci.* 4 : 179-188.

VAN DIJK, G., 1991.– The status of semi-natural grasslands in Europe. *In* : GORIUP, P.D, BATTEN, L.A. & NORTON, J.A. (eds), *The conservation of lowland dry grassland birds in Europe.* Joint Nature Conservancy Committee, Reading : 15-36.

VAN SPEYBROECK, D., 1984.– Observations phytosociologiques sur les pelouses calcaires de la vallée de la Somme (Dép. Somme, France). *Coll. Phyto.*, 11 : 105-115.

VAN SULL, P., 1983.– Contribution du mouvement Jeune et Nature à la gestion du Tienne Mosseray (Commune de Tellin, Province du Luxembourg). *Nat. Belg.*, 64 : 55-61.

VAN TOOREN, B.F., 1988a-. Decomposition of bryophyte material in two dutch chalk grasslands. *J. Bryo.*, 15 : 343-352.

VAN TOOREN, B.F., 1988b.– The fate of seeds after dispersal in chalk grassland : the role of the bryophyte layer. *Oikos*, 53 : 41-48.

VAN TOOREN, B.F., 1990a.– Recruitment and establishment of short-lived flowering plant species in dutch chalk grassland. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 100-105.

VAN TOOREN, B.F., 1990b.– Effects of a Bryophyte layer on the emergence of seedlings of chalk grassland species. *Oecol. Plant.*, 11 : 155-163.

VAN TOOREN, B.F. & PONS, T.J., 1988.– Effects of temperature and light on the germination of chalk grasslands species. *Funct. Ecol.*, 2 : 303-310.

VAN TOOREN, B.F., DURING, H.J., LENSINK, M.J.G., 1985.– The influence of the bryophyte layer on the microclimate in chalk grasslands. *Abstracta Botanica.*, 9 : 219-230.

VAN TOOREN, B.F., DURING, H.J., OUDHOF, H., 1987.– Dynamics of bryophytes in a chalk grassland. *Folia Geobot. Phytotax.*, 22 : 377-383.

VAN TOOREN, B.F., HERTOG, J. & VERKAAR, J., 1988.– Cover, biomass and nutrient content of bryophytes in dutch chalk grasslands. *Lindbergia*, 14 : 47-58.

VERBEKE, W., 1990.– Expériences de gestion dans un milieu naturel : les pelouses calcaires de la montagne Saint-Pierre. *In :* Actes du Colloque "Gérer la nature ?" *Trav. Cons. de la Nat.*, région wallonne : 113-126.

VERKAAR, H.J. & SCHENKEVELD, A.J., 1984a.– On the ecology of short-lived forbs in chalk grasslands : life history characteristics. *New. Phytol.*, 98 : 659-672.

VERKAAR, H.J. & SCHENKEVELD, A.J., 1984b.– On the ecology of short-lived forbs in chalk grasslands : Semelparity and seed output of some species in relation to various levels of nutrient supply. *New. Phytol.*, 98 : 673-682.

VERKAAR, H.J. & SCHENKEVELD, A.J., 1984c.– Vegetation structure and the regeneration of short-lived forbs in chalk grasslands. *Coll. Phyto.*, 11 : 487-495.

VERKAAR, H.J., SCHENKEVELD, A.J. & BRAND, J.M., 1983a.– On the ecology of short-lived forbs in chalk grasslands : microsite tolerances in relation to vegetation structure. *Vegetatio*, 52 : 91-102.

VERKAAR, H.J., SCHENKEVELD, A.J. & VAN DE KLASHORST, M.P., 1983b.– The ecology of short-lived forbs in chalk grasslands : dispersal of seeds ; *New. Phyt.*, 95 : 335-344.

VERRIER, J.L., 1979.– *Contribution à la synsystématique et à l'écologie des pelouses à thérophytes d'Europe.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Paris XI : 205 p.

Source : MNHN

VERRIER, J.L., 1982.– Études phytosociologiques sur les pelouses calcicoles du Quercy. *Doc. Phyto.*, 6 : 407-441.

VOLKL, W., ZWOLFER, H., ROMSTOCK-VOLKL, M. & SCHMELZER, C., 1993.– Habitat management in calcareous grasslands : effects on the insect community developing in flower heads of Cynarea. *J. Appl. Ecol.*, 30 : 307-315.

WAITE, S. & HUTCHINGS, M.J., 1991.– The effects of different management regimes on the population dynamics of *Ophrys sphegodes* : analysis and description using matrix models. *In* : WELLS, T.C.E. & WILLEMS, J.H. (eds). *Population ecology of terrestrial orchids*. Academic Publishing, The Hague, The Netherlands : 161-175.

WARD, L.K., 1973.– The conservation of Juniper.I. Present status of Juniper in southern England. *J. Appl. Ecol.*, 10 : 165-188.

WARD, L.K., 1982.– The conservation of Juniper. II. Longevity and old age. *J. Appl. Ecol.*, 19 : 917-928.

WARD, L.K., 1990.– Management of grass-scrub mosaics. *In :* HILLIER, S., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grasslands : ecology and management.* Bluntisham Books, Huntingdon : 134-139.

WARD, L.K. & JENNINGS, R.D, 1990a.– Succession of disturbed and undisturbed chalk grassland at Aston Rowant nature reserve : dynamics of species changes. *J. Appl. Ecol.* 27 : 897-912.

WARD, L.K. & JENNINGS, R.D., 1990b.– Succession of disturbed and undisturbed chalk grassland at Aston Rowant nature reserve : details of changes in species. *J. Appl. Ecol.* 27 : 913-923.

WATSON, E.V., 1960.– A quantitative study of the bryophytes of chalk grassland. *J. Ecol.*, 48 : 397-414.

WATSON, W., 1918.– The bryophytes and lichens of calcareous soil. *J. Ecol.*, 6 : 189.

WATT, A.S., 1957.– The effect of excluding rabbits from grassland B (*Mesobrometum*) in Breckland. *J. Ecol.*, 45 : 861-878.

WATT, A.S., 1962.– The effect of excluding rabbits from grassland A (*Xerobrometum*) in Breckland 1936-60. *J. Ecol.*, 50 : 181-198.

WATT, A.S., 1981a.– A comparison of grazed and ungrazed grassland a at East Anglian Breckland. *J. Ecol.*, 69 : 499-508.

WATT, A.S., 1981b.– Further observations on the effects of excluding rabbits from grassland A in East Anglian Breckland : The pattern of change and factors affecting it. *J. Ecol.*, 69 : 509-536.

WATTEZ, J.R., 1984.– Contribution à l'étude des groupements végétaux xériques implantés sur les substrats crayeux en Picardie occidentale. *Coll. Phyto.*, 11, 117-155.

WATTEZ, J.R. & BOULLET, V., 1990.– Floristic and phytosociological features of chalk grasslands in Picardie and northern France. *In* : BOHN, U. & NEUHAUSL, R. (eds), *Vegetation and flora of temperate zones*. Academic Publishing, The Hague, The Netherlands : 79-81.

WATTEZ, J.R. & DE FOUCAULT, B., 1984.– Les junipéraies calcicoles pionnières de la Picardie et du Nord de la France. *Coll. Phyto.*, 11 : 117-155.

WELLS, T.C.E., 1965.– Chalk grasslands nature reserves and their management problems. *In :* NATURE CONSERVANCY COUNCIL (eds) *Hanbook of the Society for the Promotion of Nature Reserves*. Monks Wood Experimental Station, Huntingdon : 1-9.

WELLS, T.C.E., 1967a.– Changes in a population of *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall at Knocking Hoe national nature reserve, Bedfordshire, 1962-65. *J. Ecol.*, 83-99.

WELLS, T.C.E, 1967b.– Changes in the botanical composition of a sown pasture on the chalk in Kent 1956-64. *J. Brit. Grass. Soc.*, 22 : 277-281.

WELLS, T.C.E., 1969a.– Botanical aspects of conservation management of chalk grassland. *Biol. Cons.*, 2 : 36-44.

WELLS, T.C.E., 1969b.– The management of sites of ecological value. *In* : The nature Conservancy (eds), *Old grassland : its archaeological and ecological importance*. Monks Wood Experimental Station : 68-72.

WELLS, T.C.E., 1971.– A comparison of the effect of sheep grazing and mechanical cutting on the structure and botanical composition of chalk grassland. *In* : DUFFEY, E. & WATT, A.S. (eds), *The scientific management of animal and plant communities for conservation*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 497-515.

WELLS, T.C.E., 1973.– Botanical aspects of chalk grassland management. *In* : JERMY, A.C. & STOTT, P.A. (eds), *Chalk grasslands : studies on its conservation and management in south-east England*. Kent Trust for Nature Conservation, Maidstone : 10-15.

WELLS, T.C.E., 1980.– Management options for lowland grassland ; *In :* RORISON & HUNT (eds), *Amenity grassland : an ecological perspective*, John Willey & Sons, Chischester : 175-195.

WELLS, T.C.E, 1990.– Establishing chalk grassland on previously arable land using seed mixtures. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Bluntisham, Hungtindon : 169-170.

WELLS, T.C.E., 1991.– Restoring and re-creating species rich lowland dry grassland. *In :* GORIUP, P.D., BATTEN, L.A. & NORTON, J.A. (eds), *The conservation of lowland dry grassland birds in Europe*. Joint Nature conservation Committee, Reading : 125-132.

WELLS, T.C.E. & MORRIS, M.G., 1970.– *The scientific management of animal and plant communities for conservation : conservation research and management of calcareous grassland.* Nature Conservancy Council, Norwich : 50 p.

WELLS, T.C.E. & COX, R., 1991.– Demographic and biological studies on Ophrys apifera : some results from 10 years study. *In* : WELLS, T.C.E. & WILLEMS, J.H. (eds). *Population ecology of terrestrial orchids*. Academic Publishing, The Hague, The Netherlands : 47-61.

WELLS, T.C.E. & WILLEMS, J.H. (eds), 1991.– *Population ecology of terrestrial orchids*. Academic Publishing, The Hague, The Netherlands : 189 p.

WELLS, T.C.E., HELL, S.A. & FROST, A., 1981.– *Creating attractive grasslands using native plant species*. Nature Conservancy Council, Shrewsbury : 35 p.

WELLS, T.C.E., SHEAIL, J., BALL, D.F. & WARD, L.K., 1976.– Ecological studies on the Porton Ranges : relationships between vegetation, sol and land-use history. *J. Ecol.*, 64 : 589-626.

WILLEMS, J.H., 1978.– Observations on north-west european limestone grassland communities : phytosociological and ecological notes on chalk grasslands of southern England. *Vegetatio.* 37 : 141-150.

WILLEMS, J.H., 1982a.– Establishment and development of a population of *Orchis simia* Lamk. in the Netherlands, 1972 to 1981. *New. Phytol.* 91 : 757-765.

WILLEMS, J.H., 1982b.– Phytosociological and geographical survey of *Mesobromion* communities in Western Europe. *Vegetatio.* 48 : 227-240.

WILLEMS, J.H., 1983.– Species composition and above ground phytomass in chalk grassland with different management. *Biol. Cons.*, 52 : 171-180.

WILLEMS, J.H., 1984.– Preservation and management of chalk grassland in western Europe. *Coll. Phyto.*, 11 : 497-509.

Source : MNHN

WILLEMS ; J.H., 1985.– Growth form spectra and species diversity in permanent grassland plots with different management. *In* : SCHREIBER K.F. (eds). *Sukzession auf Grünlandbrachen*, Münstersche Geogr. Arbeiten. 20, Schöning, Paderborn : 35-43.

WILLEMS, J.H., 1989.– Population dynamics of *Spiranthes spiralis* in south Limburg, The Netherlands. *Soc. Roy. Bot. Belg.*, 11 : 115-121.

WILLEMS, J.H., 1990.– Calcareous grasslands in continental Europe. *In :* HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds), *Calcareous grassland : ecology and management.* Bluntisham Books, Huntingdon : 3-10.

WILLEMS, J.H., 1995.– Soil seed bank, seedling recruitment and actual species composition in an old and isolated chalk grassland site. *Folia. Geobot. Phytotax.*, 30 : 141-156.

WILLEMS, J.H. & BOBBINK, R., 1990.– Spatial processes in the succession of chalk grassland on old fields in the netherlands. *In* : KRAHULEC, F., AGNEW, A.D.Q., AGNEW, S. & WILLEMS, J.H. (eds). *Spatial processes in plant communities* : 237-249.

WILLEMS, J.H. & BIK, L., 1991.– Long-term dynamics in a population of *Orchis simia* in the Netherlands. *In* : WELLS, T.C.E. & WILLEMS, J.H. (eds). *Population ecology of terrestrial orchids*. Academic Publishing, The Hague, The Netherlands : 33-45.

WILLEMS, J.H. & GRAATSMA, B.G., 1993.– Jeneverbes in Zuid-Limburg : een populatie op papier. *Natuurhistorich Maandblad*, 82 : 263-268.

WILLEMS, J.H. and HUIJSMANS, K.G.A., 1994.– Vertical seed dispersal by earthworms : a quantitative approach. *Ecography*, 17 : 124-130.

WILLEMS, J.H., PEET, R.K. & BIK, L., 1993.– Changes in chalk grassland structure and species richness resulting from selective nutrients additions. *J. Veg. Sci.* 4 : 203-212.

WILLIAMSON, P., 1976.– Above ground primary production of chalk grassland allowing for leaf death. *J. Ecol.* 64 : 1059-1075.

WILSON, E.J., WELLS, T.C.E. & SPARKS T.H., 1995.– Are calcareous grasslands in the UK under threat from nitrogen deposition ? - An experimental determination of a critical load. *J. Ecol.*, 83 : 823- 832.

WOLKINGER, F. & PLANK, S., 1981.– *Les pelouses sèches en Europe*. Conseil de l'Europe, Strasbourg : 57 p.

ZIMMERMANN, R., 1979.– Der einflub des kontrollierten Brennens auf esparsetten-halbtrockenrasen und folgegesellschaften im Kaiserstuhl. *Phytocoenologia*, 5 : 447-524.

ZOBEL, M. & MOORA, M., 1995.– Interspecific competition and arbuscular mycorrhiza : importance for the coexistence of two calcareous grassland species. *Folia. Geobot. Phytotax.*, 30 : 223-230.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Chalk grassland ecosystems have regularly been the focus of a great variety of field observations and experimental investigations because of their high biological value.

In this paper, we present a review of the studies on the chalk grasslands since the beginning of the twentieth century. In northwestern Europe, chalk grassland plant communities are defined within a restricted range of habitat. Two main types (xerophilous and mesophilous) are described with secondary variations, mostly linked to chorologic and soil features. The origin of chalk grassland is mostly described as the result of human Neolithic forest clearance and their use, since that time, as agricultural land (breeding and crops), despite some plant populations could have occurred out of mature grassland plant communities.

The present dynamics of chalk grassland are characterised by land abandonment. The plant successions which are initiated are multidirectional and under the influence of the past land use as well as the present perturbations (grazing, burning) or spatial features of the grasslands (area of grasslands, distance from arboreous seed source).

Diachronic surveys have described chalk grassland as plagioclimax under the influence of regular perturbations, e.g. rabbit grazing, responsible of the deflected succession. Synchronic studies have mainly focus on the description of floristic changes e.g. the occurrence of species-poor grasslands following agricultural intensification, grazing cessation or scrub encroachment.

The driving factors of successional processes and the resulting biological diversity are to be found in the soil and microclimate conditions as well as in plant features. Indeed, many studies have emphasised the respective role of exchangeable cations, nutrient-poor soil conditions and seasonal drought on the occurrence of some plant populations.

Biological mechanisms involved in the expression of plant diversity have been widely investigated. Mycorhization, allelopathy and mainly plant strategies are mentioned as possible influences. Among the latest, regeneration plant strategies (i.e. seed bank and plant dispersal) or competitive strategies (i.e. species growth rate along productivity gradient) play an important role in defining functional groups in the sense of Grime's classification. From these aspects, several diversity models have been discussed in order to explain the high plant diversity of chalk grasslands. These models focus on the importance of the niche regeneration, the plant strategies in response to perturbations, the nutrient resources and their spatio-temporal variations.

Successional changes which occur with the absence of agricultural management represent a threat to biological diversity in chalk grasslands. Many researches have been carried out to test the effects of several perturbation regimes with a view to conserving or restoring the ecological interest of these ecosystems. Fire, mowing and grazing are now well-known, as far as their roles on plant and insect communities are concerned.

The recent issues in the field of chalk grasslands conservation management focus at present on the re-creation of species-rich grasslands from former agricultural land and on the consideration of new approaches for the definition of conservation strategies. In addition to this problem, management systems have to deal with minimum viable populations and species dispersal at the scale of the landscape. They are then defined not only at the scale of the community but they integrate ecological network at the scale of the landscape.

Source : MNHN

Écologie, t. 27 (1) 1996 : 35-50

ÉVOLUTION DES POTENTIALITÉS DYNAMIQUES DES LANDES À *RHODODENDRON FERRUGINEUM* L. AVEC LES CONDITIONS DE MILIEU (ÉTAGE SUBALPIN DES ALPES DU NORD - FRANCE)*

Nathalie ESCARAVAGE, André PORNON, Bernard DOCHE

Laboratoire de "Biologie des populations d'altitude", URA CNRS n°1946, Centre de Biologie Alpine, Université Joseph Fourier - B.P. 53X - 38 041, Grenoble Cedex 9

SUMMARY
(original scientific paper)

EVOLUTION OF DYNAMICS POTENTIALITIES OF RHODODENDRON FERRUGINEUM *L. HEATHLANDS WITH ENVIRONMENTAL CONDITIONS (SUBALPINE LEVEL, NORTHERN ALPS, FRANCE).*

The modifications in phenology, reproduction, structure, productivity and dynamics of populations of Rhododendron ferrugineum *(Ericaceae), an evergreen shrub of subalpine level able to monopolize areas on north facing slopes, are analysed in Northwestern Alps in different environmental microstations and along an altitude gradient between 1600 and 2200 m, within the confinements of the boundaries of the Rhododendron population. On draining and hydromorphic soils (Belledonne, extern Alps), the vegetative growth and flowering are simultaneous ; layering, very important in closed heathland is rare in open heathland. Not including the south facing slopes and at the boundary margins where the population is incapable of forming a closed heathland, the environmental conditions (stony soil, moisture) or the degree of closing in Rhododendron heathland often mask the modifications due to altitude.*

KEY WORDS : Dynamics - Biology - Development - Healthland - Population - *Rhododendron ferrugineum.*

RÉSUMÉ
(travail original)

Les modifications concernant la phénologie, la reproduction, la structure, la productivité et la dynamique des populations de Rhododendron ferrugineum *L. (Éricacées), nanophanérophyte de l'étage subalpin capable de monopoliser l'espace en ubac, sont analysées dans les Alpes du Nord (technique des quadrats, suivi hebdomadaire de placettes pour le cycle de végétation) dans différentes conditions microstationnelles et le long d'un transect altitudinal ayant pour limites celles de la population (1600 - 2200 m). Sur sols filtrants et hydromorphes (Belledonne, Alpes externes), la croissance végétative et la floraison sont simultanées ; le marcottage, très développé dans les landes fermées, est moins intense dans les landes ouvertes. L'étude de l'influence de l'exposition et de l'altitude (Taillefer, Alpes intermédiaires) montre que si l'on excepte l'adret et les marges altitudinales où le Rhododendron n'est plus capable de structurer des landes fermées, les conditions microstationnelles (pierrosité, humidité du sol) masquent souvent les modifications engendrées par le gradient altitudinal ou par le degré de fermeture de la population d'Ericacées.*

MOTS CLÉS : Dynamique - Biologie - Lande - Population - *Rhododendron ferrugineum.*

INTRODUCTION

La déprise agricole en montagne affecte de grandes étendues au-dessus de 1600 m dans les Alpes du Nord et permet aux espèces ligneuses d'exprimer leurs potentialités dynamiques (installation de nouveaux individus, développement et interpénétration des taches avec monopolisation de l'espace par les ligneux bas capables de marcotter, colonisation plus lente par les arbres). Ainsi, les landes subalpines (1600-2200 m), bien décrites sur le plan floristique, ont des processus d'implantation, de vieillissement et de résistance à la colonisation forestière méconnus ; il n'en n'est pas de même pour les landes atlantiques étudiées depuis longtemps par diverses équipes européennes (Grande Bretagne, Hollande, Danemark, France). Contrairement aux landes à Éricacées de plaine, celles de l'étage subalpin sont souvent en continuité, progressent en superficie et présentent de

* Manuscrit reçu le 6 avril 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 27 novembre 1995

Source : MNHN

grandes différences dans leur organisation spatiale et structurale.

Rhododendron ferrugineum L., espèce nanophanérophytique strictement subalpine est capable, dans certaines conditions écologiques, de dominer les autres populations ligneuses de Vacciniées et de bloquer la recolonisation forestière (DOCHE *et al.*, 1991). Les landes étudiées se rattachent au RHODORETO-VACCINIETUM (RICHARD & PAUTOU, 1982). La complexité des interactions dans les communautés végétales de montagne justifie le choix de l'étude d'une seule population monopoliste pour apprécier l'impact des conditions du milieu sur la biologie et le comportement de cette population.

Les répercussions sur la végétation d'éventuels changements climatiques doivent aussi être abordées à travers la biologie et la dynamique de populations spécifiques de milieux bien typés (cas du Subalpin) afin d'affiner les scénarios prévisionnels d'évolution établis sur la base du concept d'étage de végétation (OZENDA & BOREL, 1991).

Nous avons donc étudié le comportement du Rhododendron (structure, phénologie, marcottage, productivité) selon 2 directions ;

(1) à même altitude mais dans des conditions microstationnelles divergentes : sur sols filtrants et hydromorphes (massif de Belledonne) ;

(2) à différents niveaux d'un gradient altitudinal (1600 à 2200 m), ce qui correspond aux limites de répartition de l'Éricacée (massif du Taillefer).

PLACE DU RHODODENDRON DANS LA DYNAMIQUE DES LANDES SUBALPINES ET SITES D'ÉTUDE

Choix et écologie de l'espèce

Rhododendron ferrugineum est une espèce européenne fréquente dans l'Arc alpin (des Alpes maritimes à la Basse Autriche), dans les Pyrénées, les Appenins et le Nord-Est des Balkans ; elle est très localisée dans le Jura méridional (Crêt de la neige). L'humidité des Alpes cristallines externes (Belledonne) et intermédiaires (Taillefer) répond particulièrement bien aux exigences climatiques de cette nanophanérophyte capable de former, en ubac, de vastes landes. Sa présence devient ponctuelle dans les Alpes internes. Elle nécessite une longue protection hivernale par le manteau neigeux, ce qui explique sa rareté en exposition sud.

Rhododendron ferrugineum est une espèce acidiphile (pH = 4-5), mésohygrophile, nécessitant pour structurer des landes fermées des sols profonds de type brun acide ; dans ces conditions, ce sont les phanérophytes climaciques (*Picea abies, Pinus uncinata, Pinus cembra*) qui sont les plus compétitifs sur le plan structural pour concurrencer l'Éricacée lors de sa progression.

Les cycles internes de nutriments sont efficaces ; ils reposent en partie sur la pérennité du feuillage et les capacités de la plante à prélever les 2 formes d'azote minéral (NO_3^- et NH_4^+), ce qui permet à l'arbuste de se développer sur des sols relativement pauvres en nutriments (PORNON, 1993).

Trois raisons principales justifient l'étude de la dynamique de cette population :

•Le Rhododendron est une espèce sténotherme froide ; sa distribution spatiale est optimale dans le Subalpin d'ubac, celle des autres ligneux bas (*Vaccinum myrtillus, Vaccinum uliginosum, Calluna vulgaris*) étant moins spécifique.

•La durée de vie d'un plant (entité physiologique) est supérieure à 150 ans ; la plus vieille tige étudiée est âgée de 170 -180 ans et dans les landes fermées, il y a au minimum une tige par m^2 âgée de plus de 100 ans (POMMEYROL, 1989). La durée de vie d'un individu génétique progressant par marcottage reste à élucider. A titre de comparaison, les entités physiologiques de *Calluna vulgaris* et de *Vaccinium myrtillus* vivent moins de 50 ans (GIMINGHAM, 1978 ; FLOWER-ELLIS, 1971).

• L'âge d'une touffe de Rhododendron peut-être estimé par comptage du nombre de cernes sur la tige de plus gros diamètre (POMMEYROL, 1989). En moyenne, l'épaisseur est de l'ordre de 0,2 mm. Il est donc possible, par établissement de classes d'âge, de reconstituer la dynamique des populations, ce qui est d'un intérêt majeur lorsque les processus évolutifs sont excessivement lents. Nous avons estimé à 150-170 ans le temps nécessaire entre l'installation des premiers individus dans la pelouse et la fermeture de la lande ; le recouvrement peut alors atteindre 90 % (POMMEYROL, 1989 ; DOCHE & PORNON, 1994).

En monopolisant l'espace, la population de Rhododendron améliore ses propres conditions de développement et de maintien (PORNON, 1994). Dans une Rhodoraie ayant 95 % de recouvrement, haute de 70 cm et fermée au minimum depuis 50 ans, la densité de tiges et de rameaux atteint 130 par m^2, la biomasse épigée de 65 à 70 t.MS/ha (POMMEYROL, 1989) et la croissance en longueur des rameaux de l'année passe de 5 à 13 mm (PORNON, 1994). A ce stade, le système est devenu défensif ; l'installation des phanérophytes est impossible.

Il faut cependant noter que, dans une pelouse, l'espace occupé par une touffe de Rhododendron n'est déjà plus colonisable par un ligneux haut (à l'âge de 40 ans, le plant couvre environ 1 m^2 pour 40-50 cm de haut).

Les sites d'étude (FIG. 1)

Analyse microstationnelle.– Le Collet-d'Allevard (40° 25' N ; 6° 10' E), situé au nord du massif de Belledonne (versant ouest, Alpes du Nord externes) est un cirque gla-

Source : MNHN

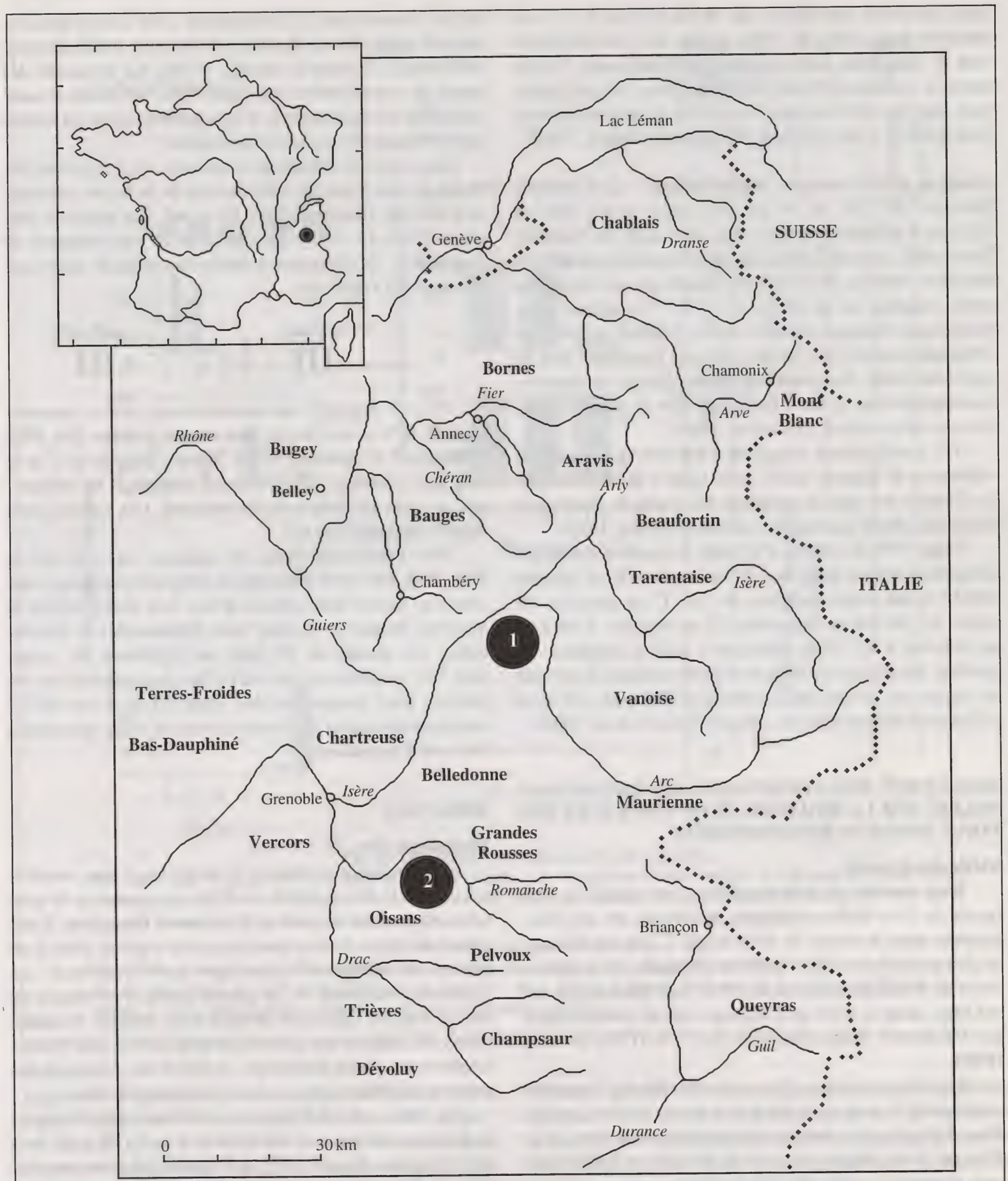


FIG. 1.– Les sites d'étude dans les Alpes Nord-Occidentales :
1- Le Collet d'Allevard (Belledonne) ; 2- La Côte des Salières (Taillefer).

The study sites in the northern Alps (France) :
1- "Collet d'Allevard" (Belledonne) ; 2- "Côte des Salières" (Taillefer).

Source : MNHN

ciaire encadrant une cuvette de 30 ha inclinée à 11 % en direction de la vallée du Grésivaudan. Les sols humifères sont de type brun acide à ocre podzolique avec, localement, la présence de sols hydromorphes. Les précipitations sont de 1800 mm/an et la période végétative (mi-mai à mi-octobre) a été estimée à 163 jours (FOURNIER, 1982).

Analyse par transects altitudinaux.– La Côte des Salières (45° 25' N ; 6° 10' E), située entre 1840 et 2150 m d'altitude se trouve dans le massif du Taillefer. Deux arêtes convergent dans la partie supérieure et délimitent deux versants (N-O et S-O) séparés par un talweg. La pente moyenne est de 47 % (35-55 %). Des roches métamorphiques basiques (amphibolites, gabbros, péridotites) affleurent localement ; les sols évolués humifères sont de type brun acide. Sur amphibolites, la richesse en éléments ferromagnésiens inhibe l'évolution vers la podzolisation qui reste très modérée (FERRAND, 1984).

Les précipitations atteignent 1800 mm/an ; la période végétative ne dépasse pas 4 mois (juin à début Octobre). Le Taillefer est situé au carrefour des Alpes du Nord et du Sud et des Alpes internes et externes (OZENDA, 1985).

Entre 1750 et 2100 m d'altitude, le gradient thermique altitudinal moyen pour une élévation de 100 m (années 1982-83) est respectivement de 0,6° C en juin, 0,8 en juillet, 0,7 en août et septembre, 0,5 en octobre ; il est égal ou inférieur à 0,3° C de décembre à avril. L'amplitude du gradient thermique est donc maximum pendant la période de végétation ; il peut même atteindre 1,2°C pour 100 m en juillet pour les températures diurnes (ARQUILLIERE, 1986).

INFLUENCE DES CONDITIONS MICROSTATIONNELLES SUR LA BIOLOGIE ET LA STRUCTURE DES POPULATIONS DE RHODODENDRON

Méthodes d'étude

Trois stations sur schistes gréseux, en exposition nord (pente de 55 à 60 %) et distantes de 200 m, ont été sélectionnées dans le massif de Belledonne. L'une est sur stagnogley podzolique **(PA)** à 1690 m d'altitude ; le recouvrement du Rhododendron est de 40 %. Les deux autres, sur sol brun acide à 1650 m d'altitude, ont un recouvrement par l'Éricacée respectivement de 25 % **(P25)** et 80 % **(P80).**

Sur chaque station, 20 points (maille de 2 m) sont matérialisés le long de 4 transects espacés de deux mètres. Pour l'étude phénologique, des bourgeons floraux et foliaires (5 de chaque par carré de 25 x 25cm = 6,25 dm^2) sont marqués à la peinture, suivis chaque semaine pendant deux périodes de végétation (1991, 1992) jusqu'à la fin de croissance des pousses et de fenaison de toutes les fleurs.

Dix réseaux de marcottage ont été excavés respectivement en **PA,** en **P25** et en **P80.** Trois parties peuvent être distinguées sur les marcottes : une zone de raccordement reliant la souche-mère à la marcotte ; une zone d'épaississement, siège des racines adventives ; une partie aérienne orthotrope (KUOCH & AMIET, 1970). La longueur des zones de raccordement et l'espace entre les points d'enracinement ont été mesurés. L'âge des marcottes est estimé par comptage des cernes de croissance.

Les âges de certaines marcottes à la jonction des zones de raccordement sont estimés de la façon suivante : soit **m1** une marcotte d'âge **a1** et **m2** une marcotte plus jeune d'âge **a2** reliées par une zone de raccordement de longueur x ; la croissance annuelle moyenne de cette zone est égale à **x / (a1 - a2).**

m1 (a1) **m2 (a2)**

---------**III**---------x---------**III**

Pour le potentiel de reproduction, quatre transects espacés de 2 m sont tracés dans chaque placette **(PA, P25, P80)**. Dans 20 quadrats (20 x 20 cm ; espacés de 2 m le long des transects), les pousses de l'année et les inflorescences sont récoltées et dénombrées. Les valeurs sont ensuite rapportées au m^2.

Pour l'étude des fleurs, 60 quadrats (20 x 20 cm en **P25, P80, PA**) sont délimités et cinq inflorescences sont prises au hasard dans chacun d'eux. Les fleurs valides et avortées (brunes et sèches) sont différenciées et dénombrées. Les graines de 30 fruits ont également été comptées. Les moyennes et les intervalles de confiance ont été calculés pour chaque variable. Pour savoir si les valeurs sont statistiquement différentes, nous les avons soumises à des tests d'hypothèses.

RÉSULTATS

Phénologie (FIG. 2)

La croissance végétative et la floraison sont simultanées chez le Rhododendron. Elles commencent la première quinzaine de juin et s'achèvent fin juillet. Cette phase du cycle biologique nécessite à peine plus d'un mois si les conditions climatiques sont favorables. Les nouveaux bourgeons et, en grande partie, l'incrément en bois se forment également pendant cette période. La maturation des fruits et des graines est plus tardive. Les feuilles tombent au second printemps, en début de croissance des pousses ; quelques unes peuvent persister trois ans.

En 1991, sur sol filtrant, la croissance des pousses et la floraison débutent vers le 15 juin. A la fin du mois, tous les bourgeons floraux (BF) et foliaires (bf) sont ouverts. Vers le 20 juillet, toutes les fleurs sont fânées et les pousses ont terminé leur croissance. Il n'y a pas de différence sensible entre la lande ouverte (**P25** = 25 % de recouvrement) et la lande fermée (**P80**).

Sur sol hydromorphe, le débourrement est plus tardif d'environ 10 jours mais il est plus rapide car il s'étale seu-

Source : MNHN

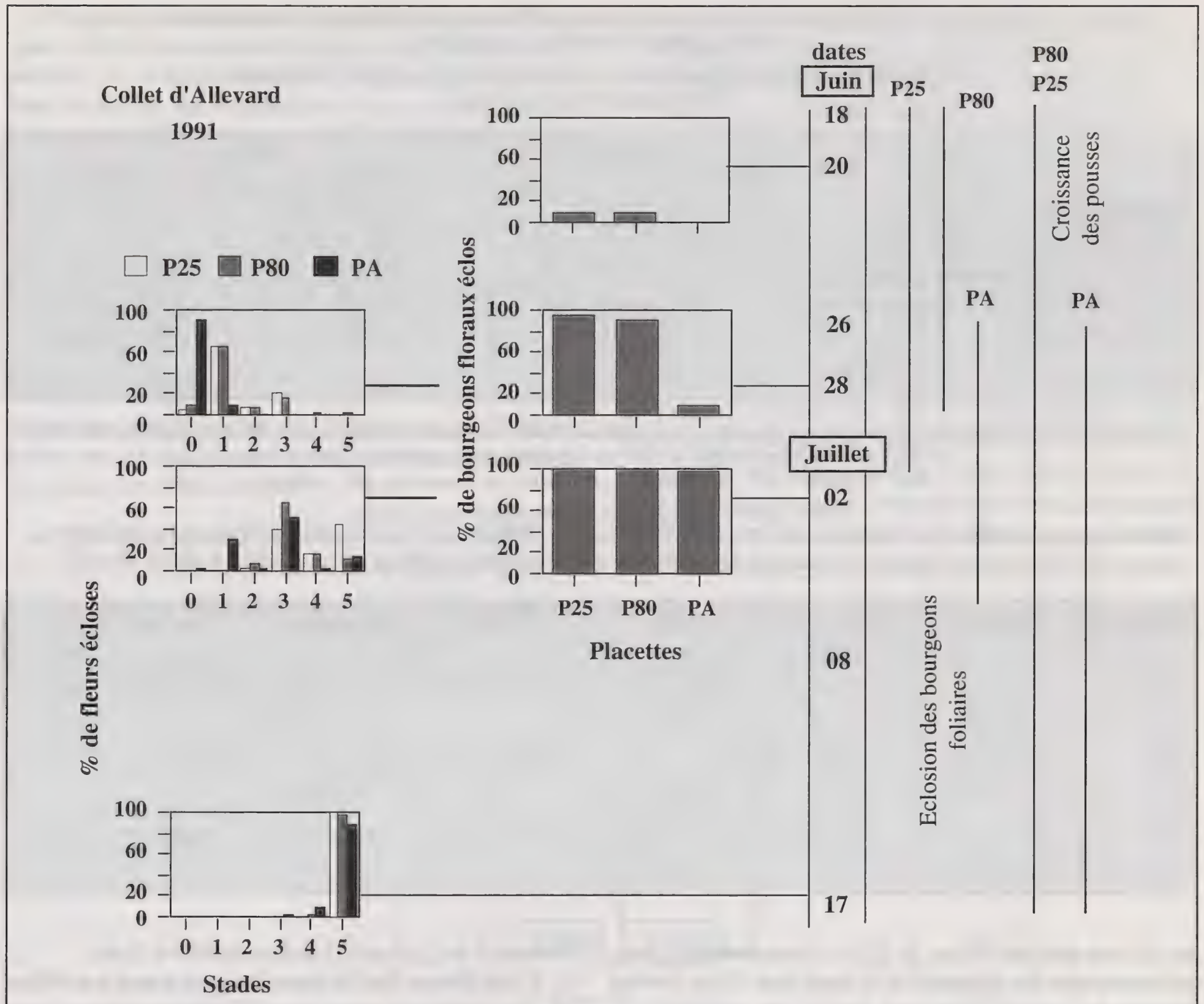


FIG. 2.– Phénophases du *Rhododendron ferrugineum*.

P25, **P80** : sols filtrants ; **PA** : sol hydromorphe. **Six stades ; 0** - Bourgeons floraux fermés ; **1** - Bourgeons floraux éclos, fleurs fermées ; **2** - 1 à 50 % de fleurs écloses ; **3** - 50 à 100 % de fleurs écloses ; **4** - 1 à 50 % de fleurs fanées ; **5** - 50 à 100 % de fleurs fanées. n = 100 inflorescences examinées.

Rhododendron ferrugineum *phenology.*

***P25, P80** : draining soils ; **PA** ; hydromorphic soil. **Six stages ; 0** - Flower buds are closed ; **1** - Flower buds are open, flowers are closed ; **2** - 1 to 50 % of flowers are open ; **3** - 50 to 100 % of flowers are open ; **4** - 1 to 50 % of flowers have wilted ; 5 - 50 to 100 % of flowers have wilted. n = 100 examinated flowers.*

lement sur 7 jours. Les pousses atteignent leur plein développement comme sur les autres placettes, à la mi-juillet.

En 1992, sur sols filtrants, le cycle (débourrement, croissance des pousses, floraison) est plus long ; il commençe plus tôt (5-10 juin) et s'achève plus tard (23 juillet). Sur sol hydromorphe, les mêmes différences se confirment. Des conditions climatiques contraignantes expliquent ces modifications par rapport à 1991 (printemps pluvieux, redoux puis températures inférieures de 2 à 4°C en moyenne).

Marcottage (TAB. I).– Le marcottage très développé dans les landes fermées (**PA** et **P80**) ne concerne que quelques pieds en lande ouverte (**P25**). En **P80**, les zones de raccordement glissent à travers la litière, alors qu'en **PA**, elles progressent sous l'épais tapis (20 cm) de sphaignes.

Sur stagnogley (**PA**), les zones de raccordement sont des branches qui se développent et se divisent sous les mousses. Leur croissance annuelle en longueur est importante (4,56 cm/an ± 2,28). Elles atteignent en moyenne 142,3 cm (± 73,2), s'enracinent quand elles sont jeunes

Source : MNHN

TABLEAU I.– Caractérisation des réseaux de marcottage du *Rhododendron ferrugineum* sur sols drainés et hydromorphes (10 individus par placettes).

Caracterisation of Rhododendron layering network on draining and hydromorphic soils (10 individuals by study squares).

SOLS	HYDROMORPHE	FILTRANTS	
marcottes n°	**PA**	**P25**	**P80**
âge estimé (ans)	75 (22) n = 10	77 (16) n = 10	100 (20) n = 10
Croissance moyenne/an (cm)	4,56 (2,28) a** n = 50	2,12 (0,77) bc n = 70	2,6 (1,11) cb n = 35
Longueur moyenne zone de raccordement (cm)	142,3 (73,2) a** n = 61	67,4 (27,8) bc n = 64	69,2 (30,3) cb n = 63
Espace moyen entre points d'enracinement (cm)	47 (27,8) a* n = 112	27,9 (14,7) b* n = 119	39,8 (19,6) c* n = 77
Âge à l'enracinement	< 15 ans	< 20 ans	< 20 ans
(x) écart-type			

TABLEAU II.– Potentiel de reproduction sexuée des populations de *Rhododendron ferrugineum*. Moyennes ± déviation standart. Les valeurs qui partagent les mêmes lettres ne sont pas significativement différentes à * p =0,05.
Ram. : rameaux ; *infl.* : inflorescences ; *fl.* : fleurs ; *av.* : avortées ; *val.* : valides.

Sexual reproduction potential of Rhododendron populations.
Ram. *: current-year shoot ;* infl. *: inflorescence ;* fl. *: flowers ;* av. *: aborted flowers ;* val. ; *valid flowers. The values are means ± SD. The values whose that share the same letters are not significantly different at *p = 0,05.*

Placettes	infl. /m²	% ram. avec infl.	fl /infl	fl./m²	fl. av./infl.	fl.av./m²	% fl. val.
P25	323 ±190 a n = 30	17	11,08 ±2,7 a n = 279	3578 ±2105 a	1,06 ±1,94 a n = 270	344 ±202 a	90
P80	261 ±204 a n = 30	15	12,65 ±2,8b* n = 263	3299 ±2584 a	1,64 ±2,21 b* n = 259	427 ±335 a	87
PA	58 ±65 b* n = 30	6	10,36 ±2,8 a n = 187	634 ±705 b*	1,27 ±2,12 ab n = 180	74 ±82 b*	87,7

(< 15 ans) tous les 47 cm (± 27,8). L'essentiel du réseau est souterrain, les branches se divisent peu, l'une d'elles émerge de temps à autre pour former une marcotte. La lande est relativement ouverte (50 à 60 %). Les générations cloniques (marcottes qui se sont développées à partir d'une branche basse initiale ; ARQUILLIERE, 1986) sont difficilement discernables.

Sur sol plus filtrant (**P80**), des branches basses, partiellement recouvertes de litière, s'enracinent et deviennent des zones de raccordement. Leur croissance, plus faible (2,6 cm ± 1,11) qu'en **PA**, est conforme à celle des tiges aériennes. La lande forme une végétation plus dense (80 %) car les zones de raccordement sont moins longues (69,2 cm ± 30,3) que sur stagnogley. Elles s'enracinent en moyenne tous les 39,8 cm (± 19,6) à un âge inférieur à 20 ans. Dans cette placette, les générations cloniques sont bien discernables. Une nouvelle marcotte correspond a chaque division de la zone de raccordement. En **P25** (sol filtrant), les résultats confirment ceux obtenus en **P80 ;** les individus les plus développés sont en moyenne plus jeunes de 23 ans (77 ± 16 au lieu de 100 ± 20) ; l'espacement moyen entre les points d'enracinement est cependant inférieur de 42 % (27,9 ± 14,7 au lieu de 39,8 ± 19,6).

L'âge obtenu sur les marcottes est donné par défaut car leur croissance cesse quand elles s'enracinent. Leur persistance peut atteindre 100 ans et elles restent peut-être fonctionnelles pendant toute cette période.

Il est impossible de connaître la surface totale occupée par un même génotype ; celle de 8 m² est certainement sous-estimée (PORNON, 1994).

Potentiel de reproduction (TAB. II).– Le nombre d'inflorescences produit en **P25** et **P80** (respectivement : 323 ± 190 et 261 ± 204 / m²) est beaucoup plus important qu'en **PA** (58 ± 65 / m²). Ceci n'est pas lié uniquement à la structure de la lande et à la densité des pousses, car le pourcentage de rameaux fleuris (**P25** : 17 % ; **P80** : 15 % ; **PA** : 6 %) confirme cette différence.

Le nombre moyen de fleurs par inflorescence (fl./infl.) varie de 10,36 (± 2,8) à 12,65 (± 2,8). Il y a plus de fl./infl. dans la lande fermée (**P80**) que dans les deux landes ouvertes (**P25** et **PA**), mais comme une grande partie de celles-ci sont avortées, il n'y a plus de différence dans le nombre de fleurs valides/ m².

Source : MNHN

Chaque fruit renferme en moyenne 555 graines (écart-type = 101,4). La production atteint donc environ 1 à 1,5 million / m² en **P25** et **P80** et 0,2 et 0,5 million/m² en **PA**. Leur masse est très variable (obs. pers.) et très faible, de l'ordre de **5.10^{-6}g** (DURAFOUR, 1930) ; en conséquence, la masse de graines produite au m² oscille entre 5 et 8 g en **P25** et **P80** et entre 1 et 2,5 g en **PA**.

INFLUENCE DE L'EXPOSITION ET DE L'ALTITUDE SUR LA BIOLOGIE ET SUR LA STRUCTURE DES POPULATIONS DE RHODODENDRON.

Méthodes d'étude

Choix des placettes d'étude.– Sept placettes sur amphibolites ont été sélectionnées le long de 2 transects altitudinaux allant de 1800 à 2100 m :

- cinq sont en exposition nord nord-ouest (**P1880N** - placette située à 1880 m, en exposition globalement nord, **P1905N, P1960N, P2030N, P2100N**) ; les potentialités de l'Éricacée sont optimales. Entre 1900 et 2050 m, les 3 placettes sont situées dans une lande totalement fermée sur une distance de 400m ; à 1880 m et à 2100 m, les landes sont ouvertes.

- deux placettes sont en exposition sud-ouest (**P1900S, P1960S**) ; les potentialités de l'Éricacée ne permettent pas la monopolisation de l'espace.

La dernière placette de chaque transect correspond à la limite altitudinale des populations (FIG. 3).

Des relevés de végétation ont été réalisés sur toutes les placettes d'étude (sur 400 m² - ESCARAVAGE, 1993). Les plantes typiquement alpines (*Gentiana alpina, Carex curvula, Lychnis alpina, Juncus trifidus, Silene acaulis*) ne sont majoritairement présentes que sur la placette **P2100N**. Les espèces typiques du subalpin supérieur-alpin inférieur (*Viola calcarata, Ajuga pyramidalis, Carex sem-*

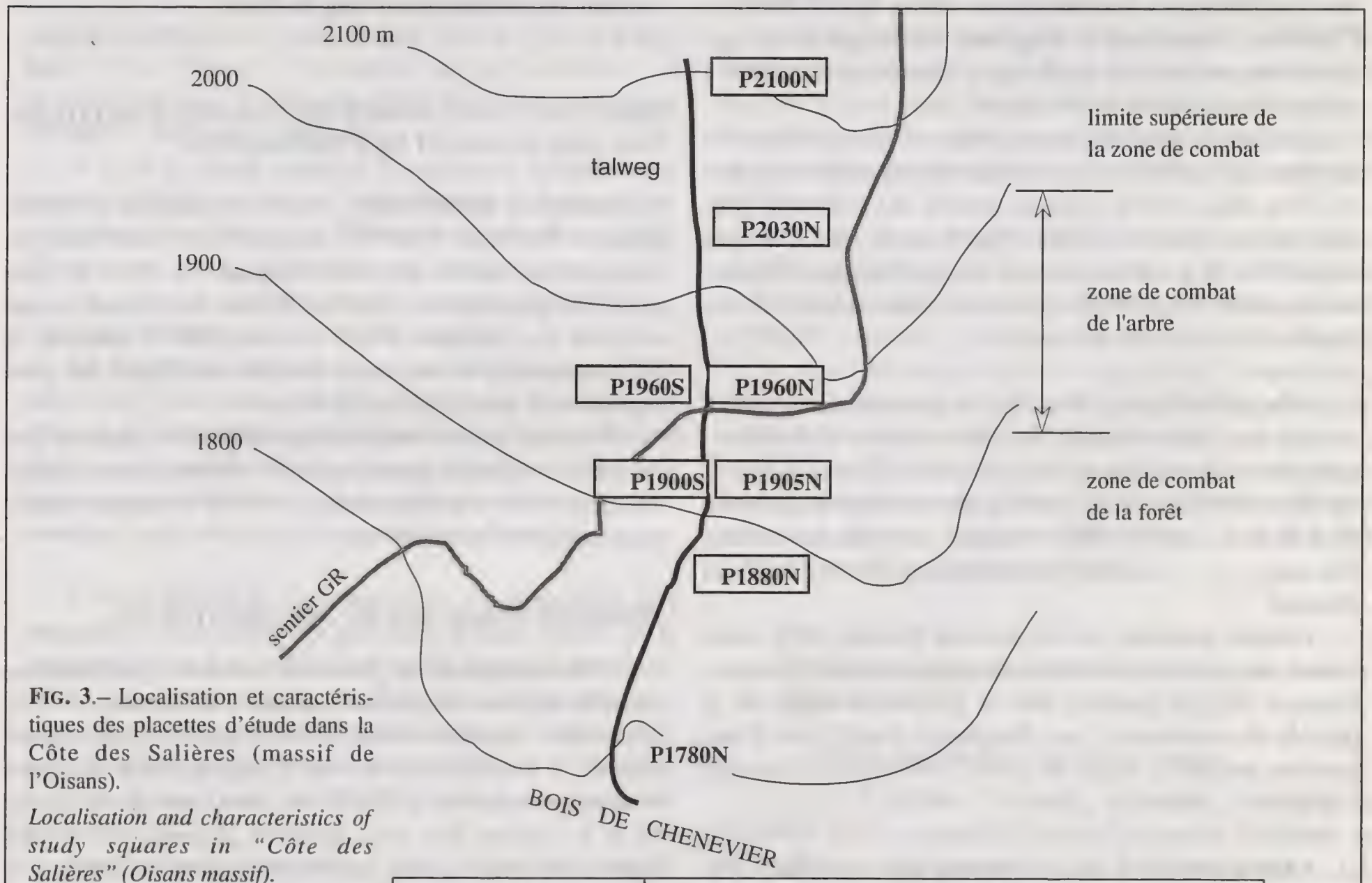


FIG. 3.– Localisation et caractéristiques des placettes d'étude dans la Côte des Salières (massif de l'Oisans).

Localisation and characteristics of study squares in "Côte des Salières" (Oisans massif).

	Sud-Ouest		Nord- Nord-Ouest				
Placettes	**P1900S**	**P1960S**	**P1880N**	**P1905N**	**P1960N**	**P2030N**	**P2100N**
Altitude (m)	1900	1960	1880	1905	1960	2030	2100
Type de lande	ouverte	ouverte	ouverte	fermée	fermée	fermée	ouverte
Rec. du Rhodo.	25%	15%	25%	95%	80%	60%	5%
Pente %	50	54	48	42	50	55	35

Source : MNHN

pervirens, Pedicularis tuberosa...) sont fréquentes dans les zones les plus élevées en altitude (**P2030N et P2100N**). D'un versant à l'autre, les communautés végétales sont physionomiquement différentes (prédominance de *Juniperus nana* en adret). Sur le massif du Taillefer, la limite entre le Subalpin supérieur et l'Alpin se situe aux alentours de 2450 m (BRUGIAPAGLIA & BARBERO, 1994).

PORNON (1994) a montré, à même altitude, en exposition nord, des différences de structures, de hauteurs, d'allongement des pousses entre les populations ouvertes et fermées. L'échantillonnage a été effectué dans des landes ouvertes (**P1880N, P1905N, P1960N, P2100N**) et fermées (**P1905N, P1960N, P2030N**). Une répartition irrégulière de ces 2 stades d'évolution le long du transect ne nous a pas permis de les comparer systématiquement à même altitude.

Méthodes de mesures de quelques paramètres biologiques

•***Estimation de l'âge des touffes de Rhododendron.***– Sur les placettes de plus haute altitude (**P1960S** et **P2100N**), l'estimation de l'âge des touffes par comptage des cernes sur les tiges de plus gros diamètre est destinée à préciser la période de colonisation.

La démographie des populations et l'accroissement en diamètre des individus sont étudiés sur 20 touffes en adret et 20 en ubac, soit la presque totalité des individus présents sur les placettes. L'âge effectif des touffes n'est pas toujours facile à estimer puisque cinq comptages effectués sur un même échantillon diffèrent de plus ou moins 5 ans à cause de l'étroitesse des cernes.

• ***La phénologie***.– Sur chaque placette, nous avons compté les inflorescences, les fleurs fanées et les bourgeons sur une surface de 6,25 dm^2 (25x25 cm), mesures répétées 20 fois (soit 125 dm^2) à une semaine d'intervalle (le 6 et le 12 juillet 1992). A même altitude, nous avons fait varier les conditions édaphiques (sols profonds et éboulis).

Chaque semaine, du 16 juin au 6 août 1993, nous avons mesuré la croissance en longueur des pousses foliaires (20 par placette) afin de préciser la durée de la période de croissance ; une Rhodoraie bénéficiant d'une position abritée en lisière de forêt (1780 m) a été intégrée à ce suivi.

• ***Caractérisation de la structure des individus.***– Par placette, nous avons mesuré la hauteur de 20 individus pris au hasard et comparé la morphologie, la structure de plants de même âge en fonction de l'altitude, de l'exposition, de leur situation dans des landes ouvertes ou fermées.

A 2100 m, la hauteur et la morphologie des individus est *de visu* nettement différentes de celles des autres plants. En lande ouverte (**P1880N** et **P2100N**), pour 5 individus par placette, nous avons estimé la compacité des plants par la technique du relevé linéaire (présence-abscence de feuilles sur 100 points espacés de 1 cm) et nous avons compté la densité de rameaux par carrés de 25 cm de côté (20 répétitions).

• ***Croissance en longueur et productivité des rameaux***.– Par placette, des prélèvements de tiges (200) et de rameaux ont été faits au hasard à l'intérieur d'un carré de 25 cm de côté, à raison de 20 carrés par placette (septembre 1992).

Nous avons étudié la croissance des tiges en cumulant l'allongement annuel total des pousses 90, 91 et 1992. Après passage à l'étuve à 105° C (15 jours environ), les rameaux (pousses et feuilles) des trois dernières années sont pesés ensemble afin d'éviter les erreurs dues à la perte de feuilles lors des manipulations ; les pousses de 1992 sont ensuite pesées seules.

Ces valeurs de productivité sont une estimation par défaut car les rameaux de 1990 ont perdu leurs feuilles qui tombent naturellement au bout de 2 ans.

RÉSULTATS : INFLUENCE DU GRADIENT ALTITUDINAL (1600-2100 m) ET DE L'EXPOSITION

Colonisation en altitude.– Pour les placettes de haute altitude (**P1960S, P2100N**), les individus sont relativement jeunes quelle que soit l'exposition (FIG. 4). Les plants les plus âgés ont environ 50 ans (+/- 5 ans), ce qui montre une colonisation récente de la landine à *Vaccinium uliginosum* mais les classes d'âges les plus représentées sont 21-30 et 31-40 ans.

Plus bas, dans la lande fermée (**P1905N**), une tige par m^2 est au minimum âgée de plus de 100 ans, la plus vieille atteignant 165 ans (POMMEYROL, 1989). La classe dominante est celle de 51-100 ans.

Phénologie et structure des individus (TAB. III).

• ***Phénologie de la floraison (mi-juin ; fin juillet)***.– Jusqu'à 1900 m, en adret et en ubac, la floraison se termine 1 à 2 semaines avant celle des landes de plus haute altitude. A la mi-juillet, de 1780 à 2030 m, 88 à 99 % des bourgeons foliaires et florifères sont constitués contre 62 % à 2100 m. Sur cette dernière placette, 100 % des fleurs sont fanées et tous les bourgeons sont constitués à la fin du mois de juillet.

En ubac, à même altitude, le nombre total d'inflorescences est plus élevé dans les landes ouvertes (**P1880N** : 245/m^2) que fermées (**P1905N** : 125), ce qui confirme les résultats de PORNON (1994) ; le Rhododendron tend à favoriser la reproduction sexuée en produisant beaucoup de fleurs. Dans cette lande fermée, le nombre d'inflores-

Source : MNHN

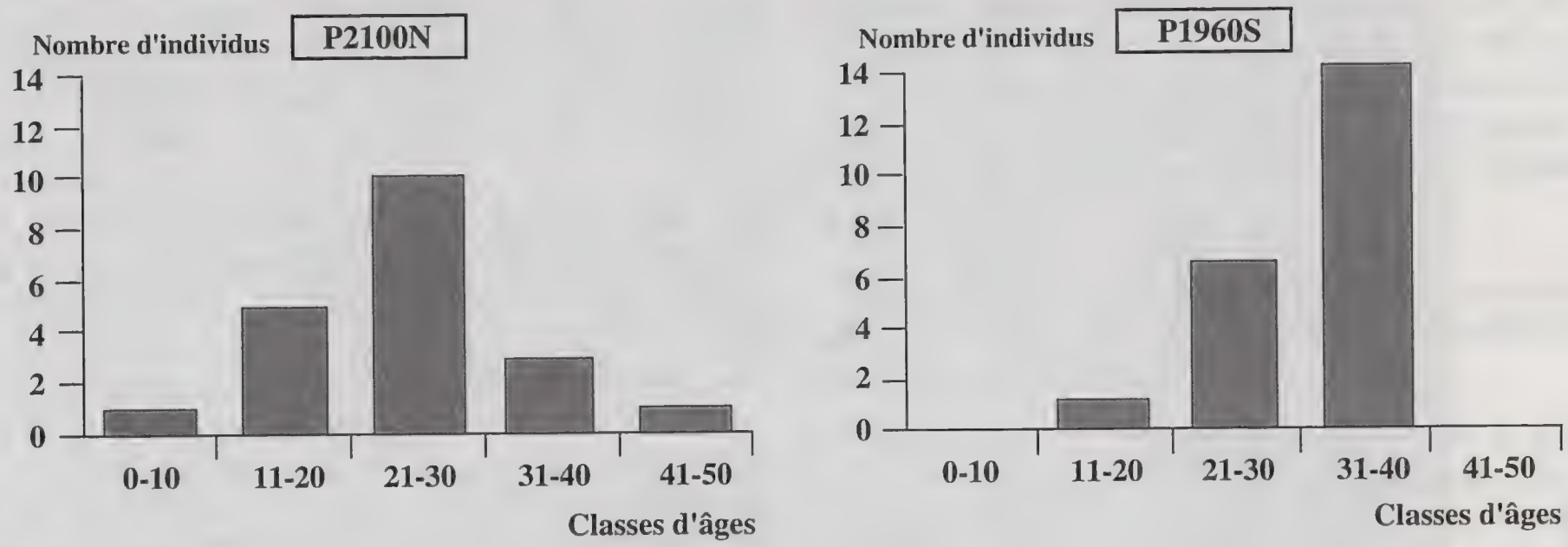


FIG. 4.– Classes d'âges établies sur 85 à 90 % des individus en limite altitudinale (20 par placettes).
Age groups of 85 to 95 % of individuals in limits of altitude (20 individuals by study squares).

cences est globalement stable entre 1900 et 2030 m d'altitude (125 à 159 /m^2). Par contre, sur sol rocailleux, ce nombre peut être 2 fois plus élevé que sur sol profond (**P1960N** : 290 contre 135 /m^2).

A 2100 m (lande ouverte), le nombre d'inflorescences tombe à 101/m^2, ce qui est probablement lié à des conditions climatiques difficiles ; l'Éricacée semble alors privilégier la survie de l'individu plutôt que la reproduction.

En adret, le nombre d'inflorescences décroît avec l'altitude (**P1900S** : 319 - **P1960S** : 215/m^2).

En conclusion, dans les situations les moins favorables (adret, sols rocailleux, population ouverte), les individus allouent une part importante des ressources à la production de fleurs et probablement de graines. L'altitude n'intervient qu'aux marges supérieures de la population en diminuant le nombre d'inflorescences et en retardant la floraison.

• ***Phénologie de la croissance en longueur des rameaux***.– Pour toutes les placettes d'ubac, l'arrêt de la croissance a eu lieu entre le 23 et le 30 juillet, cet intervalle d'une semaine existant déjà au moment du débourrement. Il n'y a donc pas de véritable différence dans la phénologie sur les 320 m de dénivelée (1780 m à 2100 m). A 2100 m, 3 bourgeons sur 20 (15 %) n'ont pas donné de pousse en 1993.

Pour toutes les placettes d'adret, l'arrêt de la croissance a eu lieu entre le 30 juillet et le 6 août, soit une semaine après l'ubac ; le débourrement est également étalé sur une semaine.

Sur un même versant, il n'existe donc pas de différence phénologique pour la croissance des rameaux. Le retard d'une semaine, en adret, peut souligner des conditions écologiques plus contraignantes pour l'Éricacée.

• ***Structure des individus***.– En adret et en ubac, la hauteur moyenne des populations ne diminue que dans les stations de plus haute altitude (TAB. III). Les individus isolés à 2100 m sont touffus, de forme hémisphérique (aspect en coussinet), de taille (35 cm) très inférieure à la normale (50-70 cm).

Les plus fortes densités de rameaux existent en limite altitudinale (816/m^2 à 2100 m en ubac ; 848 à 1960 m en adret) et dans la lande ayant 90-95 % de recouvrement (**P1905N ;** 848/m^2), physionomiquement stable depuis 1937, là où le marcottage est important (POMMEYROL, 1989) ; cela correspond à l'optimum de développement de la Rhodoraie avec 65 à 70 t.MS/ha.

Ces résultats sont confirmés par l'estimation du recouvrement moyen des feuilles (5 transects linéaires de 100 points par placette) ; il passe de 40 % (30 à 52) à 60 % (53 à 68) entre1880 et 2100 m d'altitude.

• ***Croissance et productivité des rameaux de l'année (TAB. III)***

– Effets de l'altitude sur la croissance

Seules **P1900S, P1960S, P1960N, P2030N** et **P2100N** sont comparées statistiquement. **P1880N** et **P1905N** ont été analysées par PORNON (1992) ; les moyennes ne sont calculées que sur 100 pousses (avec intervalles de confiance). Le traitement statistique (test ANOVA) significatif à 95 % indique que les différences de croissance entre années sont réelles.

Les effets de l'exposition sur la croissance n'ont pas été étudiés car, à même altitude, il n'a pas été possible de trouver des landes de même recouvrement.

Source : MNHN

TABLEAU III.– Évolution des paramètres biologiques en fonction de l'altitude et de l'exposition.
Evolution of biological parameters with the altitude and the exposure.

EXPOSITION	**SUD-OUEST**		**NORD NORD-OUEST**					
PLACETTE	**P1900S**	**P1960S**	**P1880N**	**P1905N**	**P1960N**	P1960N (éboulis)	**P2030N**	**P2100N**
Pente en %	50	54	48	42	50	40-55	55	35
Recouv. du Rhodo en %	25 (Lande ouverte)	15 (L.ouverte)	25 (L. ouverte)	95 (L. fermée)	80 (L. fermée)	50-80 (L. fermée)	60 (L. fermée)	5 (L. ouverte)
Haut. moy. du Rf en cm	52,6 (48,5-56,8)	42,3 (38,4-46,3)	53,4 (50,4-56,5)	72,9 (69,5-76,3)	56,2 (53,6-58,7)	45,6 (42,4-48,7)	59,3 (55,3-63,2)	35,7 (31-40,3)
Densité de rameaux/m²	640 (525-760)	848 (691-995)	576 (472-675)	848 (710-955)	528 (432-632)		592 (488-702)	816 (673-932)
Cycle biologique								
Floraison au 09/07/1992								
Nbre d'inflor. ouvert./m²	210,4 (148-272)	195,2 (154-235)	118,4 (81,5-155,3)	61,6 (39,1-84)	48,8 (27,1-70,4)	106,4 (78,4-134,3)	56,8 (27,9-85,7)	54,4 (36,6-72,1)
% d'inflor. ouvertes	69,50 %	85,50 %	51 %	51,30 %	39,60 %		27,70 %	75 %
Nbre total d'inflor./m²	302	228	235	113	121		202	72
% de bourgeon 1993	78,7 (72,2-85,2)	75,7 (71,9-79,5)	84,5 (81,6-87,3)	89,4 (86,7-92,2)	74,5 (72,3-76,6)		78,5 (73,6-83,3)	48,2 (39,8-56,6)
Floraison au 16/07/1992								
Nbre d'inflor.ouvert./m²	166,4 (110,7-222)	117,6 (64,4-170,7)	88 (55,7-120,2)	21,6 (9,3-33,8)	69,9 (38,6-100,5)	154,4 (95,2-213,6)	28,8 (14,7-43,5)	65,6 (36,8-94,3)
% d'inflor. ouvertes	52 %	54,40 %	33,80 %	16,80 %	28,80 %	36,50 %	17,60 %	64,30 %
Nbre d'inflor. fanées/m²	148,8 (102,2-195,3)	98,4 (52,3-144,4)	162 (132-192)	104 (71-137)	96,8 (68,6-125)	184 (99-213)	131,2 (99,4-163)	36 (14,7-57)
Nbre total d'inflor./m²	319	215	245	125	135	290	159	101
% de bourgeon 1993	94,7 (92,6-96,8)	93,2 (90,6-95,9)	99,2 (98,1-100,4)	99,2 (98,4-100,1)	90,5 (88,3-92,6)		88,2 (84-92,4)	62 (55,7-68,3)
Croissance en longueur des pousses terminales (en cm)								
Année 1990	1,61 (1,5-1,7)	1,74 (1,6-1,9)	1,03 (0,9-1,1)	1,87 (1,8-2)	1,67 (1,5-1,8)		1,77 (1,7-1,9)	1,37 (1,2-1,5)
Année 1991	1,50 (1,3-1,6)	1,48 (1,4-1,6)	2,08 (2-2,2)	2,34 (2,2-2,5)	1,43 (1,3-1,5)		1,5 (1,4-1,6)	1,38 (1,2-1,4)
Année 1992	1,95 (1,8-2,1)	2,17 (2,1-2,3)	2,23 (2-2,4)	2,58 (2,4-2,7)	2,4 (2,3-2,5)		2,36 (2,2-2,5)	1,88 (1,8-2)
Moyenne	1,69 cm	1,79 cm	1,78 cm	2,26 cm	1,83 cm		1,87 cm	1,51 cm
Productivité des pousses terminales en g.MS.								
1990 à 92 /m²	542	543,2			440,1		429,8	496,6
1990 à 1992/20rameaux	16,9	12,8			16,7		14,5	12,2
Productivité 92 /m²	288,7	290,7	229,5	254,1	215,7		221	300,6
Prod.92 /20rameaux	9	6,9	8	6	8,2		7,5	7,4

(x-y) : intervalle de confiance.- p = 0,05

Source : MNHN

A même altitude, les rameaux des individus isolés dans la pelouse (période 1986-1989) ont une croissance inférieure de 6 à 10 mm/an (35 à 45 %) par rapport à ceux des landes fermées (PORNON, 1994) ; les différences entre **P1880N** et **P1905N** sont confirmées entre 1990 et 1992 (3 à 9 mm soit 11 à 42 %).

L'augmentation généralisée de la croissance des rameaux en 1992 peut s'expliquer par un printemps très pluvieux.

En versant nord, en limite inférieure de la Rhodoraie fermée (**P1905N**), la croissance annuelle est la plus forte (moyenne de 2,26 cm sur 3 ans), ce qui confirme la valeur (2,5 cm sur 10 ans) calculée par POMMEYROL (1989). En limite supérieure (**P2030N**), la croissance moyenne n'est plus que de 1,87 cm/an.

En **P1880N** et **P2100N** (lande ouverte, 220 m de dénivelée), seule la croissance des pousses de 1991 a pu être comparée statistiquement (même nombre d'échantillons : 200) ; elle est significativement différente à 95 % (P = 0,05). Les individus en **P2100N** présentent la plus faible croissance chaque année (moyenne de 1,51 cm sur 3 ans).

En versant sud, entre **P1900S** et **P1960S,** les différences de croissance ne sont pas significatives pour 1990 et 1991 (P = 0,1592 ; P = 0,8747) mais le sont pour 1992 (P = 0,016).

En ubac, nous pouvons considérer à 95 % que la croissance en longueur diminue avec l'altitude en landes ouvertes et fermées, même pour une faible dénivelée de 140 m (**P1960N-P2100N**). En adret, les populations de Rhododendron ne sont pas suffisamment espacées pour qu'on puisse en tirer des conclusions.

L'accroissement en diamètre, pour les 2 placettes d'altitude est de 0,14 (0,13- 0,15) mm/an. Dans la lande fermée (**P1905N**), l'accroissement moyen calculé à partir de 18 tiges de 34 à 165 ans est similaire, de l'ordre de 0,13 (0,12-0,15) mm/an (POMMEYROL, 1989). Dans la Côte des Salières, l'augmentation d'altitude ne semble donc avoir aucun effet sur l'accroissement en diamètre des tiges de Rhododendron.

A 1700 m d'altitude, dans le Massif de Belledonne, l'accroissement calculé sur 45 tiges âgées de 11 à 102 ans est plus élevé, de 0,22 mm/an (PORNON, 1990).

– Effets de l'altitude sur la productivité

Les rameaux 1992 ont une productivité supérieure de 50 à 80 % par rapport à la moyenne des 3 années car l'accroissement en longueur a été supérieur et toutes les feuilles sont encore sur la tige (rameau de l'année). Dans les landes ouvertes, le recouvrement de l'Éricacée étant de l'ordre de 5 à 25 %, nous avons exprimé la productivité en g.MS pour 20 rameaux et secondairement par unité de surface.

En versant nord, pour une élévation de 140 m (**P1960N, P2030N, P2100N**), la productivité de 20 rameaux passe de 16,7 à 14,5 puis à 12,2 g.MS. (total cumulé des pousses 90-91-92). En 1992, pour une dénivelée de 220 m, la productivité passe de 8 à 8,2 puis à 7,4 g.MS/20 ram. respectivement en **P1880N, P1960N, P2100N**.

En versant sud, entre **P1900S** et **P1960S,** la productivité passe de 16,9 à 12,8 g. MS/20ram. (pousses 90-91-92) et de 9 à 6,9 g. MS/20 ram. (pousses 92).

Quelle que soit l'exposition, la productivité en g.MS / 20 ram. diminue avec l'altitude, principalement lorsque les populations atteignent leur limite supérieure de colonisation. Vers 2100 m, les individus isolés produisent annuellement beaucoup moins de bois et de feuilles par rameau, cette faible productivité étant compensée par une production plus forte de rameaux par unité de surface occupée par l'individu. Ainsi, la productivité par défaut exprimée en m^2 des 3 dernières années est stable en adret (542 à 544 g.MS/m^2 en **P1900S** et **P1960S**). Elle augmente même en ubac de 440 à 496 g.MS/m^2 entre **P1960N** et **P2100N** (ESCARAVAGE, 1993).

DISCUSSION - CONCLUSION

INFLUENCE DES CONDITIONS MICROSTATIONNELLES

Phénologie.– Comme d'autres espèces montagnardes du même genre (*R. anthopogon, R. campanulata, R. lepidotum ;* RAM *et al.,* 1988), *Rhododendron ferrugineum* commence sa saison de végétation 10 à 15 jours après la fonte des neiges. La période de croissance et la phase de reproduction sont simultanées alors que chez la plupart des herbacées, ces deux processus sont généralement partiellement asynchrones (RAM *et al.*, 1988) et antagonistes (HARPER, 1982). Ceci permet à l'arbuste de boucler rapidement son cycle biologique dans un environnement peu favorable à la maturité des pousses (TRANQUILLINI, 1979) et d'exploiter rapidement les ressources du milieu, probablement aux dépens d'espèces moins précoces. Les capacités adaptatives du Rhododendron s'intègrent dans une stratégie de survie à des conditions climatiques austères et aux courtes saisons de végétation des hautes altitudes.

Ces phénophases sont sujettes à variations d'une part dans la date d'initiation de la saison de croissance, d'autre part dans sa durée. Au cours de ces deux processus, les températures du sol, sous l'influence du climat général et des caractéristiques microstationnelles (comme l'écoulement de l'eau) jouent un rôle déterminant (RICHARD & PAUTOU, 1982 ; BLISS, 1971). Ainsi en **PA**, l'épais tapis de sphaignes et l'écoulement permanent de la nappe perchée

Source : MNHN

dans le stagnogley maintiennent des températures du sol toujours inférieures à celles de P80 ; en conséquence, l'initiation de la saison de croissance est retardée d'environ 10 jours.

Les caractéristiques microstationnelles ont un impact considérable puisque la phénologie du Rhododendron varie plus entre les placettes d'un même secteur qu'entre les secteurs.

Par rapport à 1991, ce sont des conditions climatiques moins bonnes en 1992 qui expliquent un cycle de végétation avec une période de croissance plus longue la seconde année. Il est connu que les températures agissent sur l'absorption ou le transport des nutriments par la plante (DE LUCIA *et al.,* 1992). BAMBERG & MAJOR (1968), BLISS (1971) notent que les basses températures du sol limitent la croissance des plantes et, plus spécifiquement, le développement des racines (TRANQUILLINI, 1979). Cependant, comme l'a observé ce dernier auteur, si les taux de croissance sont affectés par les basses températures, ce n'est pas le cas de la productivité primaire nette car la croissance se déroule sur une plus grande période.

Marcottage.– Il se développe soit quand les conditions microstationnelles sont "naturellement" favorables **(PA),** soit quand l'arbuste a lui-même suffisamment modifié sont environnement **(P80) ;** il est quasiment absent des zones ouvertes **(P25).** C'est sans doute d'abord l'humidité du sol qui induit la formation des racines adventives sur les branches couchées comme PLOCHER & CARVELL (1987) l'ont montré pour *Rhododendron maximum.*

Il existe une relative incompatibilité entre la reproduction sexuée et la reproduction végétative. Les populations où le marcottage est le plus développé **(PA)** sont celles où le potentiel de reproduction sexuée est le plus faible. Le développement des marcottes et des racines réduit les ressources disponibles à la formation des inflorescences (HARPER, 1982 ; EVANS & BLACK, 1993).

Le Rhododendron possède une grande plasticité morphologique et peut-être génétique. D'autres espèces (*Picea abies, Rhododendron aureum*) montrent les mêmes aptitudes (ARQUILLIERE, 1986 ; KUDO, 1991 ; GAINES *et al.,* 1974 ; NEWELL, 1978). Cependant, comme le suggèrent également les travaux de PLOCHER & CARVELL (1987), elles s'expriment particulièrement bien chez les Rhododendrons. Le marcottage peut être très développé ou complètement absent. Ce sont d'abord les conditions microstationnelles qui orientent l'adoption de l'un ou l'autre type de reproduction. Ainsi la reproduction végétative n'est pas une adaptation à l'environnement macro-climatique, comme le suggéraient certains auteurs (BLISS, 1971 ; CALLAGHAN & COLLINS, 1981 *in* KUDO 1991). SELON BLISS (1971), CALLAGHAN (1974), les courtes saisons des régions arctiques et alpines réduisent la production de carbone et son allocation à la reproduction sexuée au bénéfice de la reproduction végétative. Nos résultats montrent que le Rhododendron peut, sous un climat identique, adopter les deux formes de reproduction.

Cette plasticité morphologique explique que :

1) la reproduction du Rhododendron par voie sexuée diminue et la reproduction végétative s'accroît avec la maturité des populations. BAKER (1972), GAINES *et al.* (1974), NEWELL & TRAMER (1978) l'ont déjà montré pour différentes herbacées.

2) le Rhododendron participe à de nombreux paysages végétaux dans l'étage subalpin, des Alpes nord-occidentales aux Alpes maritimes et ligures (SANDOZ & BARBERO, 1974) ; son potentiel d'expansion s'exprime :

- au niveau d'un massif ou d'un secteur par l'arrivée de diaspores ;
- à la lisière des landes où il existe des fronts de colonisation ;
- au niveau de l'individu qui accroît son diamètre ou s'étend par multiplication végétative.

Le marcottage permet à chaque individu (génotype) d'envahir l'espace aux dépens des autres espèces. Les pieds, d'abord distribués au hasard (PORNON, 1994), augmentent leur diamètre et s'interpénètrent progressivement. Ce modèle de développement est conforme au principe de nucléation de YARRANTON & MORRISON (1974) ; il postule que le développement de la succession végétale se fait par l'extension et la coalescence de taches (dans la végétation) initialement de surface restreinte. Grâce à leur intégration physiologique (HEADLEY & CALLAGHAN, 1988 ; JONSDOTTIR & CALLAGHAN, 1990 ; ALPERT, 1991 ; MARSHALL & ANDERSON-TAYLOR, 1992) et leur plasticité structurale (ALPERT, 1991), ces clones peuvent vivre longtemps et envahir de grandes surfaces. HARBERD (1961) estimait à 400 ans ou 1000 ans l'âge d'un clone de *Festuca rubra* occupant une aire de 200 m de diamètre et VASEK (1980) à 9 000 ou 11 000 celui d'un clone de *Larrea tridentata.*

La pérennité et l'agressivité des clones permettent l'avancée du Rhododendron là où l'émergence de plantules est rendue impossible par la présence de la mousse **(PA)** ou de l'arbuste lui-même **(P80)**.

Dans des populations très fermées, il est impossible de visualiser la surface occupée par un génotype. Peut-être sont-elles constituées d'un très faible nombre de clones, la plupart ayant été éliminés par une compétition intraspécifique ? Grâce aux techniques de la biologie moléculaire (finger-printing, clonage des microsatellites), nous espérons confirmer ou infirmer cette hypothèse.

Source : MNHN

Dynamique de la Rhodoraie le long du transect altitudinal

Jusqu'à 1900 m d'altitude, la lande peut occuper 95 % de l'espace ; la régénération se fait alors par marcottage, aucune graine ne pouvant germer sous cette forte biomasse épigée (60-70 tMS/ha), compactée sur 70-80 cm de hauteur [28 % soit environ 14 tonnes constitue un lacis dense de tiges couvert de litière sur une épaisseur de 15 cm (DOCHE & POMMEYROL, 1991)]. Aucune tache de sénescence n'étant vraiment observée, l'évolution est probablement de type cyclique, c'est-à-dire que de nouvelles tiges de Rhododendron se substituent simultanément aux tiges sénescentes, contrairement aux landes à *Calluna vulgaris* de Grande Bretagne, du Massif Central (GIMINGHAM, 1978 ; DOCHE, 1986) et plus généralement de l'Europe.

Avec l'altitude, la population s'éclaircit et se diversifie en autres chamephytes ; à 2100 m, le recouvrement devient très faible, inférieur à 3 %. Depuis 1950, l'Éricacée a cependant progressé en altitude mais les touffes restent très éparses, morphologiquement opprimées ; une fermeture de la lande est difficilement envisageable car les conditions sont trop contraignantes (forte aération, déneigement précoce, gel important). Le Rhododendron ne supporte pas les très basses températures (-20, -25°C) (LARCHER, 1985) ainsi que les vents violents (TRANQUILLINI, 1979). Dans le massif du Taillefer, au nord-est de notre site d'étude, à 7-8 km, des Rhododendrons atteignent cependant, à l'état isolé, une altitude de 2320 m (BRUGIAPAGLIA, BARBERO, 1994).

En adret, le milieu est plus sec ; le temps de résilience de la neige est beaucoup moins long, ce qui explique que le Rhododendron ne peut pas former de landes compactes.

Évolution structurale et fonctionnement de la lande avec l'altitude

Tout se passe comme si les deux stations les plus élevées (en adret et ubac) correspondent effectivement, pour notre secteur d'étude, aux limites altitudinales des populations de Rhododendron. La hauteur des touffes, l'estimation de leur recouvrement foliaire et la morphologie prostrée des individus le confirment.

A 2100 m, la touffe de Rhododendron a une convergence de forme avec les plantes en coussinet des milieux fortement ventés (aspect en "boule"). La plante se plaque sur le sol et accumule la chaleur solaire. La froidure extrême de l'air nocturne est la cause essentielle des formes basses des plantes alpines. Cette architecture ramassée résiste bien au vent et à l'évaporation ; elle assure une protection au sol qu'elle enrichit d'une litière organique qui reste prisonnière et, en hiver, le cœur de la plante sera protégé du gel (FISCHESSER, 1982).

Le fonctionnement de la lande est en partie modifié par l'altitude. Même si l'accroissement en diamètre des tiges (0,14 mm/an) ne varie pas le long du transect altitudinal, il n'en est pas de même en ce qui concerne la floraison, la croissance et la productivité.

Les variations de ces paramètres biologiques sont cependant directement liés aux conditions microstationnelles qui peuvent masquer les changements dus à l'altitude. Lorsque le milieu est plus sec (exposition sud, rocaille en exposition nord) ou dans les landes ouvertes, les individus privilégient la reproduction sexuée en produisant beaucoup de fleurs, et par conséquent de graines. Dans ces milieux, le Rhododendron a une stratégie adaptative ; sa plasticité phénotypique lui permet d'adapter l'effort et le type de reproduction à la variabilité spatiale (structure de la lande) et temporelle de l'environnement. A 2100 m, le nombre de fleurs est faible ; beaucoup de bourgeons foliaires et florifères avortent au cours de leur développement. La floraison est retardée, les individus doivent boucler leur cycle végétatif plus rapidement.

L'altitude a de nettes répercussions sur la croissance et sur la productivité.

En adret, la productivité des pousses annuelles par unité de surface est stable (540 g MS/m^2 pour les trois dernières années soit 5,4 tMS/ha). La productivité moyenne annuelle par défaut est de l'ordre de 1,8 tMS/ha. Il faut cependant noter qu'en altitude, la productivité par rameau diminue d'environ 30 %.

En ubac, la Rhodoraie fermée à 95 % **(P1905N)** a une productivité et une croissance importante ; toutes les conditions écologiquement favorables à l'Éricacée sont réunies pour lui assurer un bon développement. Cependant à 2100 m, la productivité par unité de surface occupée est plus élevée d'environ 10 à 20 % bien que la croissance en longueur des rameaux soit faible (la productivité par rameau chute d'environ 25 %). La forte densité de rameaux par unité de surface explique cette productivité supérieure, mais à cette altitude le recouvrement du Rhododendron est inférieur à 3 % (la productivité par hectare est donc négligeable).

La comparaison des deux placettes (**P1960S** et **P2100N**) où le Rhododendron est en limite altitudinale permet de constater que :

- en adret, les derniers Rhododendrons n'atteignent que 1960 m alors qu'en ubac ils montent jusqu'à 2100 m, soit un écart de 140 m.
- la hauteur moyenne des populations diminue de 20 à 35 cm en ubac et de 10 cm en adret (par rapport aux placettes de plus basse altitude).
- la densité de rameaux augmente avec l'altitude pour atteindre 800 à 850 rameaux/m^2.
- la productivité des lots de 20 rameaux (années

Source : MNHN

cumulées 90 à 92) est la plus basse, comprise entre 12 et 13 g.MS. En ubac, la croissance en longueur des pousses est plus faible à 2100 m qu'à 1960 m, ce qui explique la faible productivité par rameau en altitude.

Répercussions possibles des éventuels changements climatiques

Dans l'hypothèse d'un accroissement des températures de 1 à 2° C, la remontée altitudinale systématique et synchrone de toutes les composantes d'une même communauté végétale semble improbable, ce qui rend imprécis les scénarios prévisionnels d'évolution qu'il est possible d'établir à partir des concepts d'étages de végétation ; cependant, les nombreux documents cartographiques du tapis végétal permettent de visualiser, en montagne et sur de grandes étendues, les possibles transformations à petites et moyennes échelles (OZENDA & BOREL, 1991).

L'étude des potentialités dynamiques de quelques populations végétales en limite subalpin-alpin complète ces premières analyses des éventuelles transformations climatiques.

Ainsi, le Rhododendron paraît être, au même titre que les phanérophytes, une espèce intéressante pour l'étude de la zone de combat. Si l'on se réfère aux limites forestières proposées par ARQUILLIERE (1986) dans le massif du Taillefer, la Rhodoraie totalement fermée correspondrait à la zone de combat de la forêt (1870-1950 m), la lande plus ouverte diversifiée en espèces (vacciniums, genévriers, épicéas rabougris) à la zone de combat de l'arbre et les Rhododendrons isolés, à la limite supérieure de la zone de combat (FIG. 3).

Cependant, la lenteur des processus évolutifs, la complexité du fonctionnement des écosystèmes d'altitude liée à l'hétérogénéité du milieu subalpin et les difficultés de maîtriser parfaitement les données biologiques, écologiques et dynamiques d'une population de type nanophanérophytique rendent difficile l'extrapolation des résultats. Des recherches concernant les relations sol-plante doivent compléter ce type d'étude au même titre que des travaux sur la physiologie des plantes d'altitude.

REMERCIEMENTS

Cette étude a pu être réalisée grâce aux contrats Écologie et Gestion du Patrimoine Naturel : "*Impacts des changements climatiques sur les lisières d'altitude*" et "*Dynamique des écosystèmes subalpins : interférences forêts, pelouses et landes intra- et supra-sylvatiques*", à l'URA - CNRS n° 1946 et à l'action du MESR-CNRS "Réponses adaptatives aux stress environnementaux". Nous remercions vivement J.-P. GUICHARD pour la réalisation technique de cet article.

BIBLIOGRAPHIE

ALPERT, P., 1991.– Nitrogen sharing among ramets increases clonal growth in *Fragaria chiloensis*. *Ecology*, 72 : 69-80.

ARQUILLIERE, S., 1986.– *Morphologie, croissance, reproduction végétale de l'Épicéa dans la zone de combat subalpine : massif du Taillefer, Alpes dauphinoises.* Thèse de 3e cycle. Lab. de Botanique et de Biologie végétale, Université de Grenoble. : 266 p.

BAKER, H.G., 1972.– Seed weight in relation to environmental conditions in California. *Ecology*, 53 : 997-1010.

BAMBERG, S.A., MAJOR, J., 1968.– Ecology of the vegetation and soils associated with calcareous parent materials in three alpine regions in Montana. *Eclo. Monogr.*, 38 : 127-67.

BIANCO, J., BULARD, C., 1974.– Étude de la germination des graines de *Rhododendron ferrugineum* L. et de *Tofielda calyculata* L. Wahlerb. *Travaux scientifiques du parc national de la Vanoise*, 5 : 121-130.

BLISS, L.C, 1971.– Artic and Alpine plant life cycles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2 ; 405-438.

BRUGIAPAGLIA, E., BARBERO, M., 1994.– Variation de la limite Subalpin / Alpin depuis la période atlantique sur le plateau du Taillefer (Isère, France). Écologie, t.25 (3) : 157-172.

CALLAGHAN, T.V., 1974.– Intraspecific variation in *Phleum alpinum* L. with specific reference to polar populations. *Arct. Alp. res.*, 6 : 361-401.

DE LUCIA, E.H., HECKATHORN, S.A., DAY, TH. A.– 1992. Effects of soil temperature on growth biomass allocation and resource acquisition of *Andropogon gerardii* Vitman. *New. Phytol.*, 120 : 543-549.

DOCHE, B., 1986.– *Déterminisme et expression cartographique des successions végétales, exemple de l'Aubrac montagnard (Massif-central français).* Thèse d'état. Lab. de Botanique et de Biologie végétale, Université de Grenoble : 252 p.

DOCHE, B., POMMEYROL, V., PELTIER, J.P., 1991 - Les landes à Éricacées (Callunaies, Rhodoraies) et les vitesses de transformation des paysages végétaux en montagne (Massif central et Alpes). *Bull. Ecol.*, 22 : 221-22.

DOCHE, B., PORNON, A.– Développement des populations de *Rhododendron ferrugineum* dans les pelouses subalpines (Massif du Taillefer et de Belledonne, Alpes du Nord, France). *Actes du coll. int."Écologie et biogéographie alpines"*. La Thuile, Italie, 1-6 sept. 1990 : 8p. (à paraître).

DURAFOUR A., 1930 - Le *Rhododendron ferrugineum*. Imprimerie BERTHOD, Bourg en Bresse, 27 p.

ESCARAVAGE, N., 1993 - *Dynamique et évolution structurale des landes à* Rhododendron ferrugineum *(L.) avec l'altitude (Massif du Taillefer, Alpes du Nord).* D.E.A., Lab. de Biologie. alpine., Univ. J. Fourier, Grenoble : 66 p.

EVANS, R.D., BLACK, R.A., 1993.– Growth, photosysnthesis, and resource investment for vegetative and reproductive modules of *Artemisia tridentata. Ecology*, 74 : 1516-28.

FERRAND, Th., 1984 - *Etude d'une séquence bioclimatique (sol et végétation) sur amphibolites. Massif de Belledonne-Taillefer.* D.E.A., Centre de Pédologie biologique, Nancy : 91 p.

FISCHESSER, B., 1982.– *La vie de la montagne.* Ed. Chêne / Hachette : 255 p.

FLOWER-ELLIS, J. G. K., 1971.– Age, structure and dynamics in stands of bilberry *(Vaccinium myrtillus). Avdelningen for Skogsekologi*, 9 : 108 p.

FOURNIER, J., 1982 - *Contribution à une zonation écologique basée sur l'observation des facteurs thermiques et phénologiques.* D.E.A., Lab. Bot. et Biol. Vég., Université de Grenoble I : 30 p.

Source : MNHN

FRAMPTON, K, 1992 - *Biologie et dynamique des landes à Rhododendron ferrugineum dans les Alpes du Nord (massifs de Belledonne et du Taillefer).* Mém. de stage ERASMUS, Lab. de Biologie des Populations d'altitide : 64p.

GAINES, M.K., VOGT, J., CALDWELL, J., 1974.– Reproductive strategies and growth patterns in sunflowers *(Helianthus). Amer. Nat.*, 108 : 889-94.

GIMINGHAM, C.H., 1978.– *Calluna* and its associated species : some aspects of co-existence in communities. *Vegetatio*, 36 : 179-86.

HARBERD, D. J., 1961.– Observations on population structure and longivity of *Festuca rubra* L. *New Phytol.*, 60 : 184-206.

HARPER, J.L., 1982.– *Population Biology of plants.* Academic press : 892 p.

HEADLEY, A.D., CALLAGHAN, T.V., 1988 a.– Phosphate and nitrate movement in the clonal plants *Lycopodium annotinum* L. and *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub. New Phytol., 110 : 487-95.

HEADLEY, A.D., CALLAGHAN, T.V., 1988 b.– Water uptake and movement in the clonal plants, *Lycopodium annotinum* L. and *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub. *New Phytol.*, 110 : 497-502.

JONSDOTTIR, I.S., CALLAGHAN, T.V., 1990.– Interclonal translocation of ammonium and nitrate nitrogen in *Carex bigelowii* Torr. ex Schwein. using ^{15}N and nitrate reductase assays. *New. Phytol.*, 114 : 419-28.

KUDO, G., 1991.– Effects of snow-free period on the phenology of alpine plants inhabiting snow patches. *Arct. Alp. Res.*, 23 : 436-43.

KUOCH, R., AMIET, R., 1970. - Die Verjüngung im Bereich der oberen Waldgrenze der Alpen. Mitt. Schweiz. *Anst. Forstl. Versuchswes*, 46 : 159-328.

RAM, J., SINGH, S.P., SINGH J.S., 1988.– Community level phenology of grassland above treeline in Central Himalaya. I*ndia. Art. Alp. Res.* 20 : 325-332.

LARCHER, W., 1985.– Winter stress in high mountains. *Eidg Anst. Forstl. Versuchwes, Ber.* 270 : 11-19.

MARSHALL, C., ANDERSON-TAYLOR, G., 1992.– Mineral nutritional inter-relations amongst stolons and tiller ramets in *Agrostis stolonifera* L. *New Phytol.*, 122 : 339-47.

NEWELL, S., TRAMER, E.J., 1978.– Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. *Ecology*, 59 : 228-34.

OZENDA, P., 1985.– *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen.* Edition Masson, Paris : 330p.

OZENDA P., BOREL J.L., 1991.– *Les conséquences écologiques possibles des changements climatiques dans l'Arc alpin.* Rapport Futuralp, ICALPE, 1 : 49 p.

PLOCHER, A.E., CARVELL, K.L., 1987.– Population dynamics of rosebay Rhododendron thickets in the southern Appalachians. *Bull. Torrey Bot. Club*, 114 (2) : 121-26.

POMMEYROL, V., 1989.– *Processus et vitesses de transformation des phytocénoses (période 1937- 1989) dans l'étage subalpin (Massif du Taillefer). Caractérisation d'une lande à* Rhododendron ferrugineum *physionomiquement stable*. D.E.A, Lab. d'Écologie végétale, Univ. J. Fourier, Grenoble : 40 p.

PORNON A, 1994.– *Dynamique et fonctionnement des populations de Rhododendron ferrugineum L. (Éricacée)* - (étage subalpin ; Alpes Nord-Occidentales). Thèse, Lab. de Biologie des populations d'altitude, Univ. J. Fourier, Grenoble : 163 p.

PORNON, A., DOCHE, B., 1994.– Dynamics and functioning of *Rhododendron ferrugineum* subalpine heathlands (Northern Alps) ; mineral nitrogen availability in the context of global change. *Actes du coll. "International Conference on Mountain Environments in changing Climates"*, Proclim, Davos, Swiss Academy of Sciences, 11-16 oct. 1992 : 16 p. (à paraître).

RAM, J., SINGH, S.P., SINGH, J.S., 1988.– Community level phenology of grassland above treeline in central Himalaya, India. *Art. Alp. Res.*, 20 : 325-32.

RICHARD, L., PAUTOU, G., 1982.– *Alpes du Nord et Jura méridional. Notice détaillée des feuilles : 45 Annecy ; 54 Grenoble. Carte de la végétation de la France au 1/200 000.* Edit. CNRS ; Paris : 216 p.

SANDOZ, H., BARBERO, M., 1974.– Les fruticées à *Rhododendron ferrugineum* et *Juniperus nana* et les Mélézeins des Alpes maritimes et Ligures. *Rev. Biol. Ecol. Médit.*, 1 : 63-96.

SHAVER, G.R., 1986.– Woody stem production in Alaskan tundra shrubs. *Ecology*, 67 : 660-669.

TRANQUILLINI, W., 1979.– *Physiological Ecology of the Alpine timberline*. Ecol. Stud. 31. Springer-Verlag, Heidelberg, New-York : 137 p.

VASEK, F., 1980.– Creosote bush : Long-lived clones in the Mojave Desert. *Amer. J. Bot.* 67 : 246-55.

YARRANTON, G.A., MORRISON, R.G., 1974.– Spatial dynamics of a primary succession : Nucleation. *J. Ecol.*, 62 : 417-28.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

Rhododendron ferrugineum L. (Ericaceae) is an evergreen shrub (height : 70 cm) which has an optimum development at subalpine levels (1600-2200 m) in the Alps, the Pyrenees, the Jura and the mountains of West Yugoslavia.

On north facing slopes (Northwestern Alps), *Rhododendron* populations which are not in competition with other woody species may constitute closed heathlands (cover : 90-95 %). These populations show particulary slow dynamics, but variation occurs depending on the position of the heathlands. For example, on one study site, 150 years should elapse after the first pioneer to achieve a cover of 80 % (Belledonne, Alps) while on another study site, it will take about 240 years (Taillefer, Alps) for heathland to achieve a similar cover (*Pornon*, 1994). In closed heathland, colonisation by trees (*Picea abies*, *Pinus uncinata*, *Pinus cembra*) is impossible (mechanical and biological resistances).

On south facing slopes (Northwestern Alps) and in all Inner Alps, Rhododendron populations do not monopolize the meadows.

In this paper, we have studied the modifications in phenology, reproduction, structure, productivity and dynamics of Rhododendron populations in different environmental microstations and along an altitude gradient between 1600 and 2100 m, within the population boundaries.

On the Belledonne massif, we compared 2 Rhododendron populations at the same altitude (1690 m) and 200 m apart. One population on draining soils (acid brown soils) is present in two sites : an open heathland (Rhododendron cover : 25 %) and a closed heathland (80 %). The other population (cover : 40 %) is situated on hydromorphic soils (podzolic stagnogley).

The vegetative growth and flowering are simultaneous. On hydromorphic soils, the opening of buds is about 10 days later (26 june) but the end of growth of current-year shoots is the same (mid-july) ; the vegetative cycle is the fastest. Layering, very important (perhaps exclusive) in closed heathland on hydromorphic and draining soils, is rare in open heathland.

On the Taillefer massif, we have compared 8 sites along an altitude gradient on north facing slopes (4 sites in closed heathland and 2 in open heathland) and 2 sites on south facing slopes.

Source : MNHN

Rhododendron populations stop their progression at about 1960 m on south facing slopes and about 2100 m on north facing slopes. The individuals (20 to 50 years old) are small (35 cm), compact and isolated ; they do not monopolize the meadow.

Up to 1900 m, flowering ends 1 to 2 weeks before it does at the highest altitudes (1900, 2100 m) ; the number of flowers per inflorescence decreases only in the 2 last sites (1960, 2100 m). When the conditions are unfavourable (stony soil, south facing slopes, open Rhododendron population), the flower production becomes important and there are no differences in phenology along an altitude gradient (1700 -2100 m).

At the same altitude, the length growth of current-year shoots is highest (35 to 45 %) in closed heathland, but on north facing slopes, it decreases in both open and closed populations (no difference in diameter growth of stems). The current-year shoot productivity decreases with altitude but in one individual, the density of stems increases and the productivity by unit of surface increases slightly (440 to 496 g.MS / m^2) on north facing slopes ; it is stable in south facing slopes.

With the exception of south facing slopes and the altitude margins where the population is incapable of forming a closed heathland, the environmental conditions (stony soil, moisture) or the degree of closing in Rhododendron heathland often mask the modifications due to altitude.

Source : MNHN

Écologie, t. 27 (1) 1996 : 51-61

RESPONSE OF AQUATIC MACROPHYTE COMMUNITIES TO LEVELS OF P AND N NUTRIENTS IN AN OLD SWAMP OF THE UPPER RHINE PLAIN (EASTERN FRANCE)*

Annik SCHNITZLER [1], Isabelle EGLIN [2], Fabienne ROBACH [2], Michèle TRÉMOLIÈRES [2] **

[1]*Laboratoire de Phytoécologie, Université de Metz, Ile du Saulcy, F-57045 Metz cedex.*
[2]*Laboratoire de Botanique et d'Écologie végétale, CEREG CNRS URA 95, Institut de Botanique, 28 rue Goethe, F-67083 Strasbourg cedex*

SUMMARY
(original scientific paper)

The old Andlau swamp is part of the central Rhine plain, Alsace, France. In this area of high tectonic subsidence, the water table is close to the surface and flood periods are long in spite of recent drainage. The whole hydrological network of rivers and groundwater-fed streams (which were anastomoses of the rivers) is periodically connected during floods.
The profound changes in human economic activities over the last two decades have induced many kinds of water pollution. The monthly values of ammonia and phosphate in groundwater-fed streams generally vary from 0 to less than 40 µg.l^{-1} except during flood periods or episodes of release from organic matter, when concentrations of ammonia and phosphate can reach 150 µg.l^{-1} in some parts of the groundwater network. In rivers, the pollution is very high with monthly values of ammonia varying from 24 to about 1200 µg.l^{-1} and from 60 to 1400 µg.l^{-1} for phosphate, which induces the development of hypertrophic and polluto-tolerant macrophyte communities. In groundwater-fed streams, mesotrophic macrophyte communities occur. We test on this sector the bioindication method of the degree of eutrophication based on the macrophyte communities. This method was established in the hydrological groundwater network of the Alsace floodplain.
The mesotrophic level of the groundwater-fed streams of the old Andlau swamp is intermediate between the oligotrophic-mesotrophic nutrient level of the equivalent Ill streams and of the eutrophic level of the Rhine streams, two wetlands adjacent to the old Andlau swamp, with different hydrological functioning (period of inundation). Differences in ammonia and phosphate levels are the consequences of variations in the efficiency of the functioning of soil-vegetation-groundwater and river-groundwater interfaces (ecotones) in stable hydrological periods.

KEY WORDS : Andlau - Aquatic macrophyte - Communities - Phosphorus - Ammonia nitrogen - Pollution.

RÉSUMÉ
(article original)

RÉPONSE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES AQUATIQUES AUX CONCENTRATIONS EN PHOSPHORE ET EN AZOTE DANS LE RÉSEAU HYDROGRAPHIQUE D'UN ANCIEN MARAIS DE LA PLAINE ALLUVIALE D'ALSACE (EST DE LA FRANCE)
L'ancien marais de l'Andlau fait partie de la plaine centrale d'Alsace (France). Dans cette région de subsidence, le niveau de la nappe phréatique est proche de la surface et les périodes d'inondation sont longues en dépit de drainages récents. L'ensemble du réseau hydrographique de rivières d'eau courante et des rivières phréatiques est périodiquement connecté durant les inondations.
Les changements dans les activités économiques ces 20 dernières années ont induit différents types de pollution. Les concentrations mensuelles d'ammoniaque et de phosphates dans les rivières phréatiques varient de 0 à 40 µg.l^{-1}, sauf durant les périodes d'inondation où ces concentrations peuvent atteindre 150 µg.l^{-1}. Dans les rivières à eau courante (Andlau), la pollution est habituellement très élevée avec des valeurs mensuelles variant de 24 à 1200 µg.l^{-1} pour l'ammoniaque et de 60 à 1400 µg.l^{-1} pour le phosphore des phosphates, ce qui induit le développement de communautés macrophytiques hypertrophes et polluo-tolérantes. Dans les rivières phréatiques, se développent des communautés macrophytiques mésotrophes. Nous testons dans ce secteur la méthode de bioindication du degré trophique fondée sur les associations végétales, méthode mise au point dans le réseau hydrographique phréatique de la plaine d'Alsace.
Le niveau mésotrophe des rivières phréatiques de l'ancien marais de l'Andlau est intermédiaire entre deux autres lits majeurs qui lui sont proches géographiquement : celui, oligotrophe-mésotrophe, de la plaine d'inondation de l'Ill encore fonctionnelle et celui eutrophe de l'ancienne plaine d'inondation du Rhin (pour la plus grande partie non fonctionnelle). Les différences de niveau trophique, relatif aux concentrations en ammoniaque et phosphates des eaux, sont dues à des variations dans l'efficacité du fonctionnement des interfaces sol-végétation-nappe (transfert des eaux de débordement dans l'aquifère) et rivière-nappe (infiltration au travers des berges ou par le fond du lit) en période de stabilité hydrologique.

MOTS CLÉS : Andlau - Plantes aquatiques - Groupements végétaux - Phosphore - Ammoniaque - Eutrophisation.

* Manuscrit reçu le 5 janvier 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 20 novembre 1995

** To whom the correspondence should be adressed

Source : MNHN

INTRODUCTION

The groundwater table of the upper Rhine valley represents the largest water reservoir in western Europe with a water reserve of about 50.10^6 m^3. It flows through an extensive fluvio-glacial coverage of Rhine carbonated sediments from south to north, recharged mainly by infiltration of river water from the plain. In the central part of the Rhine plain (Alsace, Eastern France), the groundwater lies at an average depth of 1-2 m below the soil surface, and frequently rises in the old subfossil arms of the Rhine and of its tributaries (Ill, Andlau, Ehn...). The underground waters of the plain consist of hardwaters rich in calcium carbonate (2-5 meq.l^{-1} Ca^{++}, alkalinity 3 meq.l^{-1}, SIMLER *et al.,* 1979). In natural conditions, the ammonia, nitrogen and phosphate concentrations are low (less than 15 µg.l^{-1}) in springs and upper parts of the groundwater-fed streams. These concentrations increase gradually downstream as a result of a natural eutrophication, but the level of concentrations has changed during the last two decades and varies with the alluvial sectors of the plain (TRÉMOLIERES *et al.,* 1993, 1994). The changing water chemistry throughout the plain has strongly affected the aquatic vascular plant communities and the macro-invertebrate fauna, which have therefore been used as bio-indicators of the fluctuations of hydrochemical parameters in running waters and descriptors of the river-groundwater hydrological exchange (KOHLER, 1975 ; CARBIENER & ORTSCHEIT, 1987 ; MULLER, 1990 ; KONOLD *et al.,* 1990 for the flora ; CASTELLA & AMOROS, 1988 ; LAFONT & DURBEC, 1991 for the fauna). In the Rhine valley, the physical and chemical properties of the water of groundwater-fed streams were studied both along the banks of the Rhine and its tributary in the Ill floodplain in relation to the aquatic macrophyte communities (CARBIENER & ORTSCHEIT, 1987 ; CARBIENER *et al.,* 1988 ; CARBIENER & TRÉMOLIERES, 1990 ; ROBACH *et al.,* 1991 ; EGLIN & ROBACH, 1992 ; TRÉMOLIERES *et al.,* 1993 ; TRÉMOLIERES *et al.,* 1994). A bio-indication scale of the degree of eutrophication based on aquatic macrophyte communities was established in correlation with the two key components of trophy, i.e. water-soluble phosphate and ammonia nitrogen (CARBIENER *et al.,* 1990). This scale was modified by ROBACH *et al.* (1995), specially at the high levels of trophy. Six aquatic macrophyte communities are defined according to a gradient of trophy.

In the present study, the bioindication method was applied to an old swamp adjacent to the Rhine and to the Ill wetlands, characterized by a thick upper coverage of clay and silt, and a high hydromorphy. Another original feature of the old swamp is its proximity to the Vosges mountains, which explains the importance of sub-acidic sediments along its Western border and the input of sub-acidic water into the calcareous groundwater of the plain.

One of the aims of this study was to determine the exact level of contamination (phosphate and ammonia) of the groundwater-fed streams of the area which led to the total disappearance of the most oligotrophic macrophyte communities after 1965 (CARBIENER & KAPP, 1981). At the same time, we test the bio-indication method when applied both to floodplains with higher fluvial dynamics and to this particular swamp with sluggish dynamics. Our results were therefore compared with those of the adjacent Ill wetland (TRÉMOLIERES *et al.,* 1994) and Rhine system (EGLIN & ROBACH, 1992 ; TRÉMOLIERES *et al.,* 1993), with different hydrological functioning, in spite of great differences in size. The groundwater-fed streams form a network covering about 50, 000 ha in the Rhine floodplain, about 10, 000 ha in the Ill floodplain and only 6, 000 ha in the old Andlau swamp. We add a parallel study in the adjacent rivers as a comparison with the groundwater-fed streams of the study area.

STUDY AREA

The old Andlau swamp is bounded on the east, west and north by loess terraces south-west of Strasbourg. It was part of the Wurmian Rhine floodplain before being separated by tectonic subsidence (VOGT, 1992), which explains the presence of a Wurmian Rhine gravel basement at a depth of 2 m, into which the aquifer flows. At an average depth of 1m lie Vosges sandy acidic sediments, above which there is a silty-clayey, calcareous upper layer issued from the loess terraces surrounding the old swamp (SCHAEFER, 1967).

The old swamp is drained by 3 main small rivers (Andlau, Ehn and Scheer) (FIG.1) with sluggish flow (width 3 m, discharge 0.8 $m^3.s^{-1}$, current velocity 0.2-0.5 $m.s^{-1}$), rising from small catchment areas in the central Vosges. Underground waters, seeping up through the ground, enter the wetland and then discharge into the river systems. In the study area limited to the northern hydromorphic part of the old swamp, the networks of the rivers and the groundwater-fed streams are interconnected during major floods. Underground water is however slightly harder (> 0.5 meq.l^{-1} Ca^{++}) than river water (0.05-0.4 meq.l^{-1}, upstream to downstream) (LANDRAGIN, 1988).

Flood periods occur in winter and spring. Before drainage, they covered immense surfaces and lasted several weeks because of the slight slope and the thickness (2 m) of the clayey-silty upper layer (SCHAEFER, 1967). Large parts of the wetland were covered with sedge-rich grasslands, small swamps and alder forests before 1950 (IMBS, 1962 ; SCHAEFER, 1967). Since then, intensification of drainage and river regrading lowered the groundwater table by as much as 1 m and reduced the extent and duration of flooding. The traditional wetland landscape

Source : MNHN

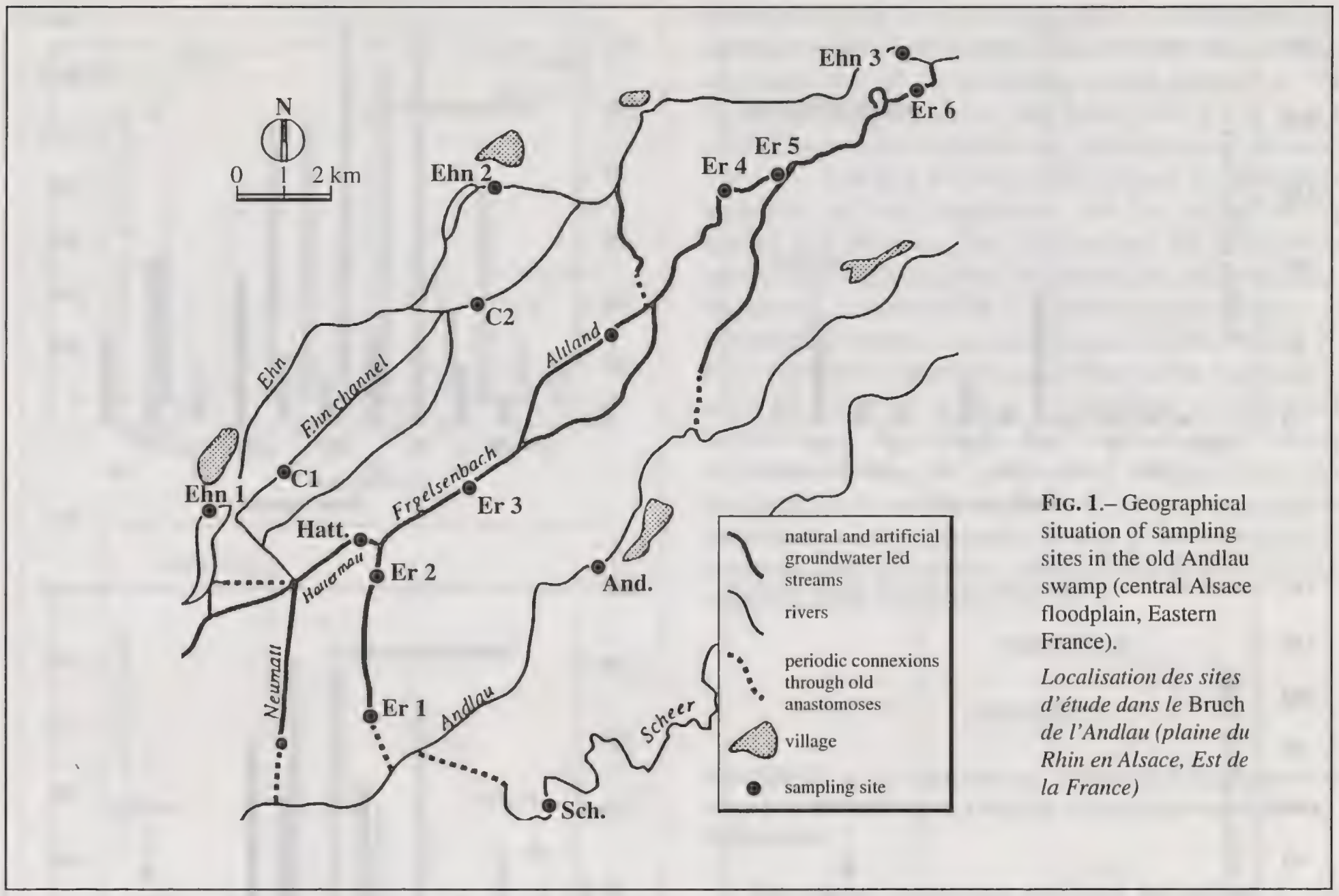


FIG. 1.– Geographical situation of sampling sites in the old Andlau swamp (central Alsace floodplain, Eastern France).

Localisation des sites d'étude dans le Bruch *de l'Andlau (plaine du Rhin en Alsace, Est de la France)*

progressively disappeared with intensive agricultural food production (SCHNITZLER, 1989) while organic pollution and eutrophication have increased in rivers. A dramatic consequence was the disappearance of extensive stands of oligotrophic submerged species such as *Potamogeton coloratus, Chara hispida, Juncus subnodulosus* from all groundwater-fed streams of the study area (CARBIENER & KAPP, 1981).

MATERIAL AND METHODS

SAMPLE COLLECTION

16 water samples were collected monthly (i.e. 192 samples in one year) between March 1989 and March 1990, 7 from the rivers (5 from the Ehn and Ehn channels ; 1 from the Andlau, 1 from the Scheer) and 9 from the natural and artificial groundwater-fed streams (6 from the Ergelsenbach, 1 from the Neumatt, 1 from the Altland, 1 from the Hattermatt) (FIG. 1). In February 1990 a cinquantenal flooding (every fifty years) occurred. In order to estimate the influence of surface water on underground water, we collected water samples during this exceptional event once before the flood receded and a fortnight afterwards.

Sampling was performed in the same order in the wetland in order to minimize the daily variability for temperature, pH and dissolved O_2. Overlying water samples only (not the sediment interstitial water) were collected in the upper water layer because the correlations between the upper water layer and the distribution of macrophytes were found to be better than those with the sediment interstitial water (CARBIENER *et al.*, 1990 ; ROBACH *et al.*, 1991). Further details on the sampling procedures are given in CARBIENER *et al.* (1990).

SAMPLE TREATMENT AND ANALYSIS

Water temperature, dissolved oxygen and pH (apparatus : WTW OXI 96 and pH 95) were measured in situ. Filtered water samples were used to determine nitrate and ammonia nitrogen, phosphate, chloride and chemical oxygen demand (COD). Methods followed AFNOR (1986) but were modified according to CARBIENER *et al.* (1990) by using the automated microflux method (Integral, Alliance Instruments) for ammonia nitrogen and phosphate. The analyses were made immediately after sampling ; when it was not possible, samples were conserved at 4°C until the analysis.

Source : MNHN

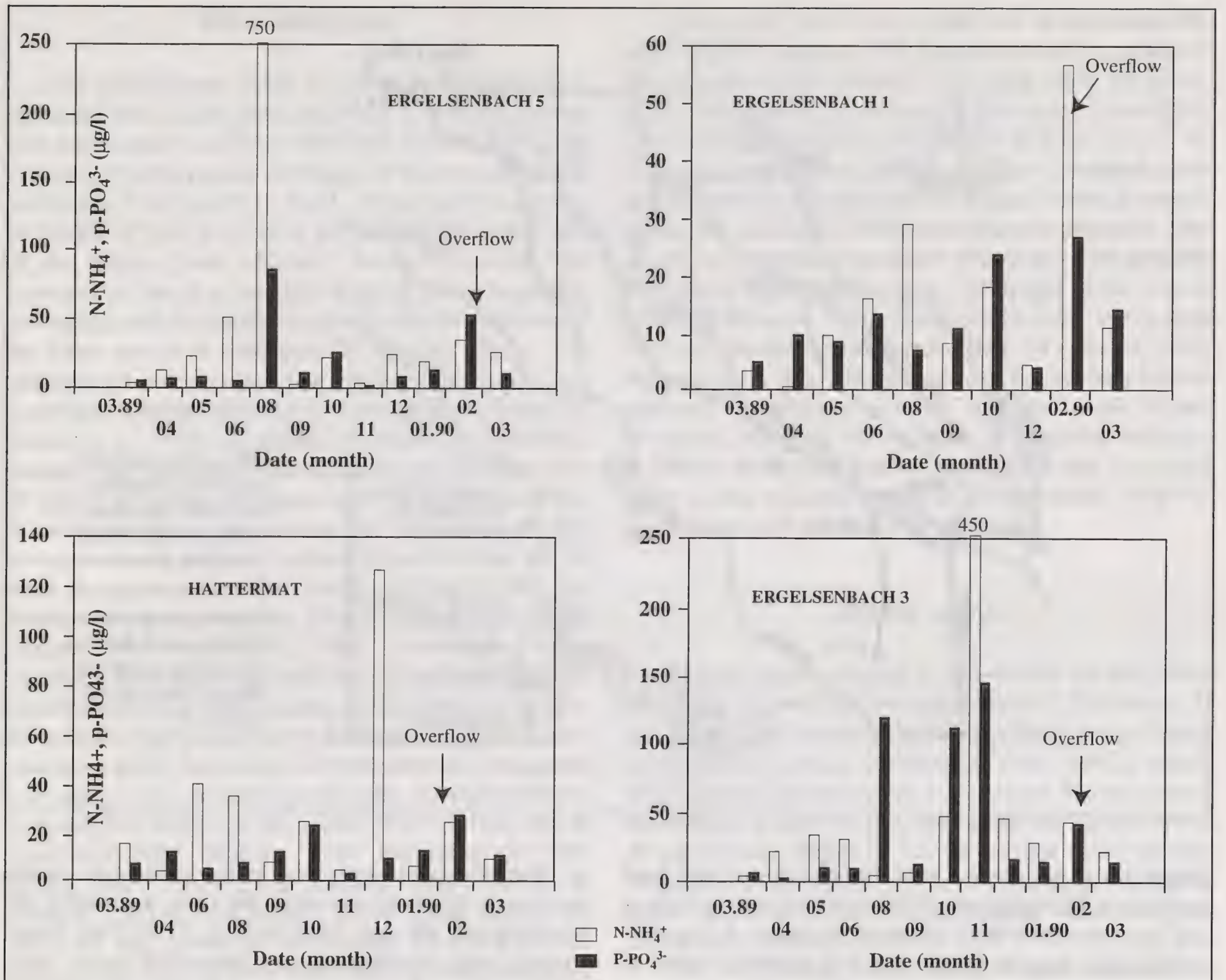


FIG. 2.– Variations of phosphate and ammonium nitrogen concentrations in the groundwater-fed streams over the study period (March 1989-March 1990).

Variations des concentrations en phosphates et azote ammoniacal dans les rivières phréatiques au cours de la période d'étude (mars 1989-mars 1990).

VEGETATION ANALYSIS

The aquatic vegetation and the riparian zonation with the hydrophytes and the helophytes influenced by the nutrient level of waters were surveyed 5-6 times during the growing season between May and September 1989. The phytosociological surveys were made according to the method of BRAUN-BLANQUET (1964), modified for running water aquatic ecosystems (TRÉMOLIERES *et al.*, 1993). The surveys were carried out over a length of 100-200m including running and still water. Flora was in accordance with CASPER & KRAUSCH (1980/81).

The sequence of plants in groundwater-fed streams was interpreted with the help of the phytosociological sequence indicative of the degree of eutrophication defined in a calcareous and organic matter-free range of water (CARBIENER *et al.*, 1990 modified by ROBACH *et al.*, in press, who included the most eutrophic streams, i.e. the old anastomoses of the Rhine, ROBACH *et al.*, 1991). This sequence was characterized by 6 aquatic macrophyte communities named A, B, C, D, E and F from oligotrophic to eutrophic, the hydrochemical variables being ammonia and phosphate.

DATA ANALYSIS

A statistical treament was realized by using the STATITCF software. A factorial discriminant analysis (FDA) was used on 88 sites of the whole floodplain hydrological network. The sites were characterized by

Source : MNHN

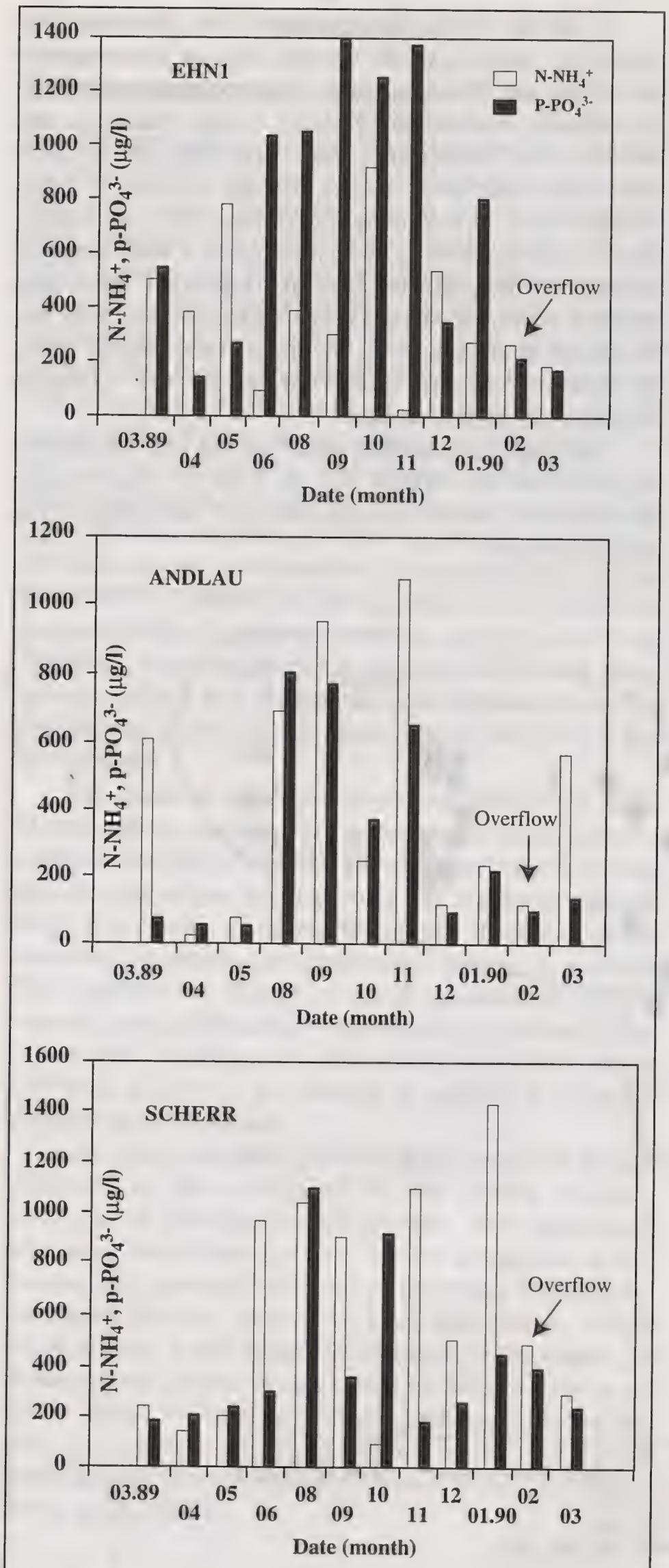


FIG. 3.– Variations of phosphate and ammonium nitrogen concentrations in the surface waters (Ehn, Andlau and Scheer) over the study period (March 1989-March 1990).

Variations des concentrations en phosphates et azote ammoniacal dans les rivières (Ehn, Andlau et Scheer) au cours de la période d'étude (mars 1989-mars 1990).

different trophy levels (oligotrophic to eutrophic) and different macrophyte communities A to F. The variables measured were all the previously quoted parameters. The factorial analyses show that more than 95 % of the variability was accounted for the two principal component axes. The first axis was essentially defined by phosphate, ammonia, pH and temperature and the second one by nitrate and chloride. The present data for the Andlau swamp were introduced in the analysis as additional data. Moreover we establish a graphic representation of correlations between communities and trophic factors N-NH_4 and P-PO_4 calculated on the basis of the log mean of each site. The six aquatic macrophyte communities according to ROBACH *et al.* (in press) were clearly distributed along the gradient of trophic level, the communities A and B and, C and D differ with respect to phosphate concentrations, B and C with respect to ammonia even though less clearly, D and E, E and F with respect to both parameters (FIG. 4).

RESULTS

PHYSICAL AND CHEMICAL CHARACTERISTICS OF WATER IN RIVERS AND IN GROUNDWATER-FED STREAMS

The mean values and standard deviations of the physical and chemical variables analyzed at the 16 stations during the study period are given in Table I. Temporal variations of phosphate and ammonia over the study period are displayed in Figure 2 for 4 samples, characteristic of the groundwater-fed streams and in Figure 3 for the 3 rivers studied, Andlau, Scheer and Ehn.

Waters from groundwater-fed streams were characterized by a stable pH of 7.7 and low fluctuating temperatures throughout the year (mean 10.8 °C, standard-deviation 2.5). The chloride level was low, between 20.9 and 38.5 mg.l^{-1}. The ammonia and the phosphate concentrations of the groundwater-fed streams, respectively 2-60 µg.l^{-1} and 2-40 µg.l^{-1}, were relatively low ; the waters were contaminated by organic matter, as shown by the ammonia level and mean COD which is sometimes high.

In contrast, the river systems had higher temperature variations and higher O_2 saturation, due to high exchange with atmosphere. The COD was high (monthly between 20 and 40 mg O_2.l^{-1}) with peaks of 80-85 mg O_2.l^{-1}. The rivers had variable, but high levels of ammonia nitrogen and phophorus of phosphate. Periodically in August, October and November, ammonia nitrogen and phosphate reached particularly high values (e.g. 750 µg.l^{-1}, N- NH_4^+, 1350 µg.l^{-1} P-PO_4^{3-} in the Ehn water in October).

Source : MNHN

DISTRIBUTION OF AQUATIC MACROPHYTE COMMUNITIES

Oligotrophic community B and mesotrophic community C occurred in the groundwater-fed streams (TABLE II). The community B characterized by *Berula erecta* Coville was relatively rare and only located near the springs. Type C characterized by *Berula erecta*, *Callitriche obtusangula* Le Gall and *Mentha aquatica* L. was widely spread in all groundwater-fed streams, which flow in meadow sectors. Accompanying species were *Veronica anagallis-aquatica* and *Myosotis scorpioides* L. as submerged plants. Type E, which still includes *Callitriche obtusangula* and *Nasturtium officinale* R. Brown as well as eutrophic even polluo-tolerant species such as *Elodea nuttalii* St John and *Potamogeton pectinatus* L., occurred in the Ehn channel (C1 and C2).

In all the rivers, the vegetation was dominated by eutrophic, ammoniophilic species, such as *Potamogeton pectinatus* and *Elodea nuttallii*. The species most sensitive to ammonia, *Nasturtium officinale*, *Lemna trisulca* L. and *Berula erecta* disappeared. Accompanying species were three other eutrophic species (*Elodea ernstae St John*, *Lemna minor* and *Ranunculus fluitans* La.) as well as *Ranunculus aquatilis* L., which occupies a wide range of habitats in the plain because of its pioneer behaviour (CASPER & KRAUSCH, 1981). The alga *Cladophora* sp. has increased in abundance in the most contaminated parts, particularly in the Ehn river, while the vascular macrophytes have decreased.

The statistical analysis classified the site Neumatt in A, whereas the others are in B or C. The highly eutrophicated rivers are classified in F according to the analysis (FIG. 4).

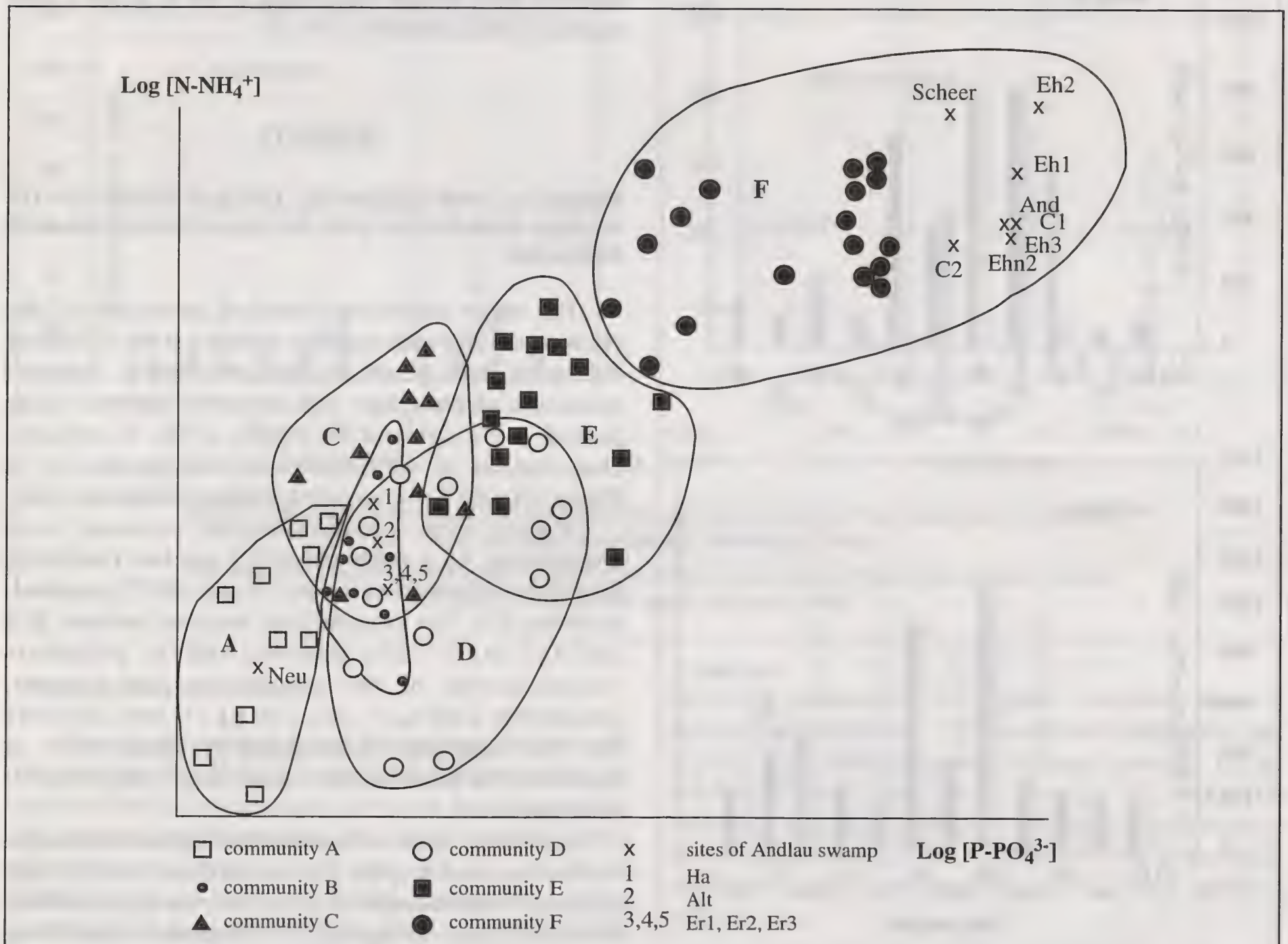


FIG. 4.– Graphic representation of correlations between communities and trophic factors $N\text{-}NH_4$ and $P\text{-}PO_4$ calculated on the basis of the log mean of each site. The sites of the Andlau swamp are additional data (x).

Représentation graphique des corrélations entre les associations végétales et les paramètres phosphates et azote ammoniacal. Régression calculée sur la base du log des moyennes des paramètres pour chaque site. Les sites de l'Andlau sont en données supplémentaires.

Source : MNHN

DISCUSSION

CHARACTERIZATION OF WATERS

The groundwaters of the study area may be qualified as intermediate between oligo-mesotrophic and slight eutrophic waters. This result can be explained by space-time variations of contamination. Periodic links with the rivers occur during the flooding periods, as for example at the level of Er 1 and Er 3 (FIG. 2). The high degree of contamination of the rivers is due to regular effluents from villages and factories along all rivers. Peaks in summer and autumn occurred because of correspondingly intense agricultural activities. However, the relatively low nutrient level of the groundwater-fed streams indicates that the hypereutrophicated waters of the rivers (upper than 250 $\mu g.l^{-1}$ $N\text{-}NH_4$ and 300 $\mu g.l^{-1}$ $P\text{-}PO_4$) do not seep through the bed and do not therefore contaminate the former anastomoses. Domestic sewage and factory effluents contaminate the Ergelsenbach directly at the level of Er 4. However, there is a significant improvement of water quality only a few kilometers downstream from the pollution as shown by the values found for the Er 5 and Er 6 samples.

The discharge from springs and the purification effect of macrophyte communities appear to be insufficient to balance the bad effects of periodic pollution inputs. Besides, phosphate and ammonia are regularly released from silty muds when sediments are shifted or when anaerobic conditions and temperature increase in summer. This explains the change in the composition of aquatic vascular plant communities with total disappearance of the oligotrophic A community quoted in CARBIENER & KAPP (1981) as a result of the increase in nutrient level for all groundwater-fed streams.

This study therefore revealed high impact of human pressures on the ecology of the old Andlau swamp : extension of urbanization and factories, new agricultural practices, which have led to a relative drying-out of the swamp and increased pollution of the rivers. Fortunately, extensive flooded areas have been maintained, which could prevent a still higher deterioration of the waters, as demonstrated in other flooded areas by TRÉMOLIERES *et al.* (1993, 1994) owing to an efficient purifying effect of the root-soil system during the flood water transfer to groundwater (PETERJOHN & CORRELL 1984, SANCHEZ-PEREZ *et al.*, 1991).

TEST OF THE METHOD OF BIO-INDICATION

The trophic range defining the community B in the Rhine valley was 8-18$\mu g.l^{-1}$ $P\text{-}PO_4^{3-}$ and 10 to 40 $\mu g.l^{-1}$ $N\text{-}NH_4^+$, which is close to the ranges for the Andlau swamp (12 to 20 $\mu g.l^{-1}$ $P\text{-}PO_4^{3-}$ and 16 to 32 $\mu g.l^{-1}$ $N\text{-}NH_4+$).

The range of the C community in the Rhine hydrosystem was 7 to 23 $\mu g.l^{-1}$ $P\text{-}PO_4^{3-}$ and 18 to 73 $\mu g.l^{-1}$ $N\text{-}NH_4^+$. In the Andlau swamp, the phosphate and ammonia values of the sites with community C are close to the Rhine values, but there are peaks of ammonia pollution for example in the Hattermatt or Ergenselbach 3 (129 $\mu g.l^{-1}$ and 440 $\mu g.l^{-1}$ $N\text{-}NH_4^+$ respectively) as in the Ill floodplain. These local disturbances can explain the disappearance of the oligotrophic species *Potamogeton coloratus* from this area despite the general low values of ammonia nitrogen in springs or upstream parts (ROWECK *et al.*, 1986 ; TRÉMOLIERES *et al.*, 1994) as we can see in the Neumatt which is classified A according to the trophy level.

The community E is defined by considerably lower levels of phosphate and ammonia than those measured in Andlau swamp (C1 and C2 upper than 250 $\mu g.l^{-1}$ $N\text{-}NH_4$ and 500 $\mu g.l^{-1}$ $P\text{-}PO_4$), these concentrations correspond to those of the community F.

The bio-indication values given by ROBACH *et al.* (in press) were confirmed in the phreatic streams of the old Andlau swamp. The differences observed (especially in rivers) can be explained by the higher organic matter content of the swamp water (about 26-30 %) compared to the lower level of organic matter in the Rhine groundwater-fed streams (15-20 % organic matter of sediment). The high ammonia and phosphate retention in the fine and calcareous deposits of the Andlau swamp makes the sediment more eutrophic (700-800 $\mu g\ P.g^{-1}$ of sediment dry weight) than in the coarse calcareous Rhine deposits or the fine decarbonated Ill deposits (about 300 $\mu g\ P.g^{-1}$ sediment dry weight), which explains why sometimes the nutrient level in the streams of the Andlau swamp is higher. However, the macrophyte communities in the old swamp groundwater-fed streams appear to be those expected.

COMPARISON BETWEEN THE PHYSICAL AND CHEMICAL CHARACTERISTICS OF THE GROUND-WATER-FED STREAMS IN THE RHINE, THE ILL AND THE ANDLAU WETLANDS

The groundwater-fed streams of the area have characteristics of pH and temperature similar to the other groundwater-fed streams of the Alsatian plain (CARBIENER, 1983). However the chemical oxygen demand (COD), the chloride and the nutrient (N and P) levels are different. The chemical oxygen demand is relatively higher (mean 31.7 mg $O_2.l^{-1}$) than in the Ill groundwater-fed streams (mean 11 mg $O_2.l^{-1}$, std 7 mg $O_2.l^{-1}$) and the Rhine groundwater-fed streams (15-20 mg $O_2.l^{-1}$) probably because of higher richness in humic acids of the sediments (25 % organic matter).

The chloride level is low in the groundwater-fed streams (between 20.9 and 38.5 $mg.l^{-1}$) compared to the

Source : MNHN

TABLEAU I.– Average of physical and chemical variables of the goundwater-fed streams and surface waters. Std : standard deviation.
Moyennes des variables physico-chimiques des eaux phréatiques et des eaux de surface. Std : écart-type.

		Temp		pH		N-NH_4 µg.l^{-1}		N-NO_3 mg.l^{-1}		P-PO_4 µg.l^{-1}		COD mg 0_2.l^{-1}		Dissolv. O_2 % sat		Cl mg.l^{-1}	
GROUNDWATER-FED STREAMS		Mean	Std	Mean	Std	Mean	Std	Mean	Std	Mean	Std	Mean	Std	Mean	Std	Mean	Std
Ergelsenbach 1	Er1	11.1	1.4	7.6	0.2	17	16	3	1.1	12	7	21	15	58.5	15.3	23.1	2.6
Hattermatt	Ha	10.9	1.8	7.8	0.4	27	34	3	0.8	12	7	25	15	66.2	13.7	23.7	3.2
Ergelsenbach 2	Er2	10	2.4	7.8	2.2	17	11	2.9	0.6	13	14	52	54	84.5	8	20.4	0.5
Ergelsenbach 3	Er3	10.2	2.3	7.9	0.8	17	10	3	1.2	13	6	30	14	84.1	14.2	21.2	1.6
Ergelsenbach 4	Er4	10.1	2.8	7.9	0.2	60	116	2.9	0.8	41	50	30	18	83.6	7.6	22.4	2.5
Ergelsenbach 5	Er5	10.3	2.8	7.7	0.5	39	60	2.5	0.4	29	48	49	65	83.7	8.7	22.1	1.7
Ergelsenbach 6	Er6	10.4	3.5	7.9	0.2	18	15	2.1	0.5	12	14	36	47	86.2	5.6	24.5	3.2
Neumatt	Neu	11.7	2.8	7.7	0.2	8	8	3.5	0.7	6	4	27	23	82.4	7.5	26.7	4.2
Atland	Alt	10.4	2.7	7.9	0.1	21	18	2.9	0.6	13	9	39	43	81.6	7.7	24.1	2.6
RIVERS																	
Scheer	Sche	11.4	4.4	7.7	0.2	625	434	2.7	0.8	409	289	31	16	70.5	22	32.7	12.7
Andlau	And	10.4	4.6	7.7	0.2	439	346	2	2.5	311	285	26	21	84.6	13.3	27.2	16.4
Ehn 1	Eh1	12	4.9	7.8	0.1	389	217	1.4	0.4	726	466	33	19	95.3	45.3	43.5	29.5
Ehn 2	Eh2	12.2	5.4	7.8	0.4	836	443	2.8	1.6	861	572	32	21	109	69.6	40.7	12.2
Ehn 3	Eh3	10.6	3.7	7.7	0.2	332	188	2.3	0.4	630	538	70	12	79.4	18.3	37.5	17.3
Ehn channel 1	C1	12.1	4.6	7.8	0.2	290	144	1.8	0.7	677	459	29	16	84	6.8	36.5	16.3
Ehn channel 2	C2	11.3	4.2	7.7	0.2	251	255	2.2	0.4	478	500	39	48	79.4	18.2	37.5	17.3

chloride values (up to 150 mg.l^{-1}) of the Rhine fringe and the central Ill underground waters contaminated by discharge from potash mines located in the south of Alsace (TRÉMOLIERES *et al.,* 1993 ; 1994). Chloride used as hydrological tracer indicate the Western origin of groundwater of the study area (CARBIENER & KRAUSE 1975).

Nitrate-nitrogen levels have increased in the area during the last 30 years from 1-2 mg.l^{-1} (BERNHARD et al., 1992) to the present-day level (0.7-4 mg.l^{-1} N-NO^{3-}, mean 2.9 mg.l^{-1}). The increase in nitrate in the groundwater-fed streams reflects the agricultural change in the area. The marked extension of intensive maize cultivation at the expense of grasslands has led to intense nitrate leaching from the cultivated soil. In spite of denitrification favoured by the thickness of the unsaturated zone (SCHAEFER, 1967), nitrate leaching has been facilitated by bare soil in winter and by the floods which occur most frequently during this season. However, the values of the old Andlau swamp remain lower than in the water of the surrounding terraces (5-6 mg.l^{-1} N- NO_3^-, LANDRAGIN, 1988) and anastomoses of the Ill floodplain (up to 10 mg.l^{-1}, CARBIENER *et al.,* 1988).

The ammonia and the phosphate concentrations are higher than in the groundwater-fed streams of the Ill wetland (respectively 5-34 and 5-17 µg.l^{-1}) and lower than those of the Rhine system (respectively 5-83 and 5-57 µg.l^{-1}) (TRÉMOLIERES *et al.,* 1993 and 1994).

The relative poverty in species composition (11 species only) of the groundwater-fed streams in the old swamp, compared to the total number of species in the Ill floodplain (22 species, TRÉMOLIERES *et al.,* 1994) and the Rhine floodplain (30 species, CARBIENER *et al.,* 1990) could be due to the small size of its hydrological network.

The Ill floodplain functioning is close to that of the old Andlau swamp because of some common properties : slower dynamics and finer textures than along the Rhine, conservation of a vast area of winter or spring flooding, which causes periodic links between rivers and groundwater-fed streams and the almost complete absence of direct seepage of river water through the river bed or banks (TRÉMOLIERES *et al.,* 1994). Pure and clean water with oligotrophic communities are not rare in the downstream part of the streams of the Ill floodplain, which have totally disappeared from the Rhine hydrosystem and the old Andlau swamp. The reason for this is the persistence of wide areas of flooded natural forests and meadows (unlike the old Andlau swamp), whose role in the purification of the flood waters is nowadays demonstrated in alluvial plains (LOWRANCE *et al.,* 1983 ; PINAY & DECAMPS, 1988 ; SANCHEZ-PEREZ *et al.,* 1991).

The alluvial fonctioning of the Rhine floodplain differs from the adjacent floodplains because the recent canalization of the river has eliminated the major part of the flooding areas. Exchange processes between the Rhine bed and the groundwater occur only by seepage through its gravel bed, with special intensity in two elevated (10-15m higher than the plain) areas of stillwater at the level

Source : MNHN

of the hydroelectric dams (CARBIENER & TRÉMOLIERES, 1990 ; ROECK *et al.*, 1993 ; TRÉMOLIERES *et al.*, 1993). The Rhine groundwater-fed streams have thus acquired a status ranging from mesotrophy to eutrophy, which has strongly affected the aquatic vegetation (KRAUSE & HUGIN, 1987 ; EGLIN & ROBACH, 1992).

CONCLUSION

The results obtained from the old Andlau swamp reveal the possibility of use of the bioindication method in an evaluation of water quality of streams even in a relatively small area but with a similar geochemistry. However this area has some specific characteristics compared with the two adjacent wetlands : more limited specific richness, due to lower diversity in ecological niches of the hydrological network and higher tolerance to trophy values for some plants, probably due to the higher influence of organic matter content which can retain nutrients such as ammonium. For example *Nasturtium* which we know to be a eutrophic species but sensitive to organic pollution appears in streams even with high concentrations of ammonia. This species characterizes the community D in the bioindication scale with a lower level of ammonia and phosphate than that measured in our study site, it is still present in E and disappears in community F.

The method of bio-indication remains applicable in such an environment characterized by sluggish fluvial

TABLEAU II.– Phytosociological table of aquatic macrophyte communities in groundwater-fed streams and surface waters (for site location, see FIG. 1). B, C, E correspond to aquatic macrophyte communities of the bioindication scale of eutrophication degree, established by CARBIENER *et al.*, 1990 and modified by ROBACH *et al.*, in press. The numbers correspond to the percentage of cover.

Tableau phytosociologique des groupements végétaux relevés dans les eaux phréatiques et les eaux de surface. B, C, E correspondent aux associations définies dans l'échelle de bioindication du degré d'eutrophisation par CARBIENER et al., *1990 et modifiée par* ROBACH et al., *sous presse. Les chiffres correspondent aux coefficients de recouvrement selon Braun-Blanquet 1964.*

	Er1	Neu	Ha	Er3	Alt	Er2	C1	C2	Sch	And	Eh1	Eh2	Eh3
Species number	6	4	6	6	6	7	6	8	6	8	4	3	6
% cover	80	90	80	70	80	100	80	80	60	90	80	100	80
• Mesotrophic species													
Callitriche obtusangula Le Gall	2	–	4	1	3	3	2	1	–	–	1	–	1
Mentha quatica L.	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Veronica anagallis aquatica L.	2	–	2	–	4	2	–	–	–	–	–	–	–
Berula erecta Coville	4	4	3	3	2	3	–	–	–	–	–	–	–
• Meso eutrophic species													
Potamogeton crispus L.	–	–	1	–	–	1	–	–	–	2	–	–	–
Veronica beccabunga L.	–	–	2	1	2	–	–	–	–	–	–	–	–
• Eutrophic species													
Nasturtium officinale R. Brown	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–
Elodea nuttallii St John	–	–	–	–	–	–	2	2	–	3	3	1	3
Elodea ernstiae St John	–	–	–	–	–	–	–	2	3	1	–	–	–
Myriophyllum spicatum L.	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–	2
Potamogeton pectinatus L.	–	–	–	–	–	–	3	1	3	3	3	5	3
Ranunculus fluitans L.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
Sagittaria sagittifolia L.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–
Ranunculus aquatilis L.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–
Lemna minor L.	–	–	–	–	–	–	1	1	1	2	–	–	1
Butomus umbellatus L.	–	–	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	–
• Eurytopic species													
Caltha palustris L.	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Myosotis palustris Hill.	2	–	1	3	1	1	–	–	–	–	–	–	–
Phalaris arundinacea L.	–	2	–	1	2	1	–	–	–	–	–	–	–
Sparganium emersum Rehman	–	4	–	1	–	–	–	1	–	–	–	–	–
Algae													
Cladophora sp.	–	–	–	–	–	–	2	2	2	2	1	2	2
Community Type	B	B	C	C	C	C	E	E					

Source : MNHN

dynamics and fine textures. More information is also needed about the interstitial water in the old swamp sediments, which would improve our knowledge of the ecological limits of macrophytes.

REFERENCES

AFNOR, 1986.– *Eaux, méthodes d'essai*. AFNOR (Editor), Paris.

BERNHART, C., CARBIENER, R., CLOOTS A.R., FROELICHER, R., SCHENK, C. & ZILLIOX, L., 1992.– Nitrate pollution of groundwater in the Alsatian Plain (France). A multidisciplinary study of an agricultural area : the central Ried of the Ill river. *Environ. Geol. Water Sci.*, 20 : 125-137.

BRAUN-BLANQUET, J., 1964.– *Pflanzensoziologie Grundzüge der Vegetationskunde*. 3rd ed., Springer-Verlag, Wien, New York.

CARBIENER, R. & KRAUSE, W., 1975.– Die Chloridkonzentration in den Gewässern der Oberrheinebene und ihrer Randgebirge. Erdkunde. *Archiv. für wissenschaftliche Gegraphie,* 29 : 267-277.

CARBIENER, R. & KAPP, E., 1981.– La végétation à *Potamogeton coloratus* Vahl, phytocénose oligotrophe très menacée des rivières phréatiques du Ried d'Alsace. *In :* CRAMER, J. (ed.), *Berichte Internat. Ver. Vegetations : Gefärdete Vegetation und ihre Erhaltung*, Vaduz : 565-600.

CARBIENER, R., 1983.– Le Grand Ried central d'Alsace. Écologie et évolution d'une zone humide d'origine fluviale rhénane. *Bull. Ecol.,* 14, 4 : 249-277.

CARBIENER, R. & ORTSCHEIT A., 1987.– Wasserpflanzengesellschaften als Hilfe zur Qualität Uberwachung eines der grössten Grundwasservorkommen Europas. *In :* MIYAWAKI, A. (ed), *Vegetation Ecology and creation of new environments,* 1984, Yokohama (Japan) : 283-312.

CARBIENER, R., TREMOLIERES, M., ORTSCHEIT A. & KLEIN, J.P., 1988.– Les associations végétales biorévélatrices des échanges hydrologiques eaux de surface-eaux souterraines. *In :* KOBUS H., ZILLIOX, L. (eds) *"Contamination des eaux souterraines par les nitrate"*, 6-7 October 1981, Stuttgart : 171-200.

CARBIENER, R., TREMOLIERES, M., MERCIER, J.L. & ORTSCHEIT, A. 1990.– Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligosaprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace). *Vegetatio,* 86 : 71-88.

CARBIENER, R. & TREMOLIERES, M. 1990.– The Rhine rift valley groundwater-river interactions : evolution of their susceptibility to pollution. *Regulated rivers. Research & Management*, 5 : 375-389.

CASPER, S.J. & KRAUSCH, H.D., 1980/81.– *Süsswasserflora von Mitteleuropa. Pteridophyta und Anthophyta.* T. 23-24, G. Fisher (ed), Stuttgart, New York.

CASTELLA, E. & AMOROS, C., 1988.– Freshwater macroinvertebrates as functional describers of the dynamics of former river beds. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 23 : 1299-1305.

EGLIN, I. & ROBACH, F., 1992.– *Typologie et végétation de l'hydrosystème rhénan dans le secteur central de la plaine d'Alsace : interprétation et fonctionnement écologique. I. Unités fonctionnelles connectées au Rhin. II. Unités fonctionnelles déconnectées du Rhin.* Thèse de Doctorat es Sciences, Université de Strasbourg.

IMBS, F., 1962.– Le Bruch de l'Andlau, problèmes de mise en valeur d'un marais rhénan. Thèse de Doctorat es Sciences, Université de Strasbourg.

KOHLER, A., 1975.– Makrophytische Wasserpflanzen als Bioindikatoren für Belastungen von Fliessgewässer-Okosystemen. *Verhandlungen der Gesellschaft für Okologie,* 3 : 255-276.

KONOLD, W., SCHAFER, O. & KOHLER, A., 1990.– Wasserpflanzen als Bioindikatoren, dargestellt am Beispiel kleinerer Stillgewasser Oberschwabens und der Franche-Comté. *Okol. Natursch.*, 3 : 176-180.

KRAUSE, W. & HÜGIN, G., 1987.– Okologische Auswirkungen von Altarmverbundsystemen am Beispiel des Altrheinausbaus. *Natur und Landschaft*, 62 : 9-11.

LAFONT, M. & DURBEC, I., 1991.– Essai de description biologique des interactions entre eau de surface et eau souterraine : vulnérabilité d'un aquifère à la pollution d'un fleuve. *Annals Limn.*, 26 : 119-129.

LANDRAGIN, G. 1988.– *Etude de la qualité des eaux superficielles dans le bassin de l'Andlau.* Rapport Agence de l'Eau Rhin-Meuse, Moulins-les-Metz, France.

LOWRANCE, R.R., TODD, R.L. & ASMUSSEN, L.E., 1983.– Waterborne nutrient budgets for the riparian zone of an agricultural watershed. *Agriculture, Ecosystems and Environment,* 10 : 371-384.

MULLER, S., 1990.– Une séquence de groupements végétaux bioindicateurs d'eutrophisation croissante des cours d'eau faiblement minéralisés des Basses Vosges gréseuses du Nord. *C. R. Acad. Sci. Paris,* 310 : 509- 514.

PETERJOHN, W.T. & CORRELL, D.L., 1984.– Nutrient dynamics in an agricultural watershed : observations on the role of a riparian forest. *Ecology,* 65 : 1466-1475.

PINAY, G. & DECAMPS, H., 1988.– The role of the riparian wood in regulation nitrogen fluxes between the alluvial aquifer and surface water : a conceptual model. Regulated Rivers : Research & Management, 2 : 507-516.

ROBACH, R., EGLIN, I. & CARBIENER, R., 1991.– Hydrosystème rhénan : évolution parallèle de la végétation aquatique et de la qualité de l'eau (Rhinau). *Bull. Ecol.*, 22 : 227-241.

ROBACH F., THIEBAUT G., TREMOLIERES M. & MULLER S.– A reference system for continental running waters : plant communities as bioindicators of increasing eutrophication in alkaline and acidic waters in the North Eastern France. Hydrobiologia (in press).

ROECK, U., TREMOLIERES, M., EXINGER, A. & CARBIENER, R., 1993.– Le transfert du mercure utilisé comme descripteur du fonctionnement hydrologique (échange cours d'eau-nappe) dans la plaine alluviale du Rhin supérieur : impact des aménagements. *Annls Limnol.,* 29 : 339-353.

ROWECK, H., WEISS, K. & KOHLER, A., 1986.– Zur Verbreitung und Biologie von *Potamogeton coloratus* und *P. polygonifolius* in Bayern und Baden-Württemberg. *Ber. Bayer. Bot. Ges.*, 57 : 17-52.

SANCHEZ-PEREZ, J.M., TREMOLIERES, M., SCHNITZLER, A. & CARBIENER, R. 1991.– Evolution de la qualité physico-chimique des eaux de la frange superficielle de la nappe phréatique en fonction du cycle saisonnier et des stades de succession des forêts alluviales rhénanes (Querco-Ulmetum). *Acta Œcol.*, 12 : 581-601.

SCHAEFER, R., 1967.– *Caractères et évolution des activités microbiennes dans une chaine de sols hydromorphes, mésotrophes de la plaine d'Alsace.* Thèse, Orsay, Paris, 600p.

SCHNITZLER, A. 1989.– *Le Ried de l'Andlau : 7000 ans d'histoire naturelle et humaine aux portes de Strasbourg.* Soc. Sav. Alsace et régions de l'Est, 41, Strasbourg.

SIMLER L., VALENTIN J. & DUPRAT A. 1979.– La nappe phréatique de la plaine du Rhin en Alsace. *Sciences géologiques,* 60 : 5-265.

Source : MNHN

TREMOLIERES, M., EGLIN, I. ROECK, U. CARBIENER, R. 1993.– The exchange process between river and groundwater on the Central Alsace floodplain (Eastern France). I. The case of the canalized river Rhine. *Hydrobiologia,* 25 : 133-148.

TREMOLIERES, M., ROECK, U., KLEIN, J.P., CARBIENER, R. 1994.– The exchange process between river and groundwater on the central Alsace floodplain (Eastern France). II. The case of a river with functional floodplain. *Hydrobiologia,* 273 : 19-36

VOGT, H. 1992.– *Le relief en Alsace. Etude géomorphologique du rebord sud-occidental du fossé rhénan*. Ed. Oberlin, Strasbourg.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

La méthode de bioindication du degré de trophie des eaux courantes par les macrophytes aquatiques (CARBIENER *et al.,* 1990) est appliquée au réseau hydrographique d'un ancien marais situé dans la plaine du Rhin en Alsace. Cette méthode a été mise au point dans les rivières phréatiques du secteur central de la plaine d'Alsace, le grand Ried ello-rhénan (CARBIENER, 1983). Le marais situé sur la marge ouest du secteur central influencé par le Rhin ou par son principal affluent l'Ill est caractérisé par un substrat limono-argileux épais à horizon anoxique, des dépôts faiblement acides apportés par les rivières vosgiennes, l'Andlau, l'Ehn et la Scheer. Le réseau hydrographique est constitué de ces trois rivières et de cours d'eau uniquement alimentés par la nappe sous-jacente. Cette zone, encore appelée marais de l'Andlau, est soumise à des inondations hivernales et/ou printannières régulières qui assurent alors l'interconnexion de tout le réseau. Avant 1950, la zone présentait un paysage typique de zone humide (prairies à Carex, forêts hygrophiles à frênes et aulnes) ; celui-ci tend actuellement à disparaître progressivement à cause de l'intensification de l'agriculture et du drainage. Les modifications des activités humaines dans le marais ont pour conséquence une dégradation de la qualité des eaux de surface.

Notre objectif est d'une part de caractériser les eaux parcourant cet ancien marais sur la base de la méthode phytosociologique de bioindication et ainsi de tester cette méthode, d'autre part de comparer la qualité des eaux de ce marais avec celle des eaux circulant dans l'ancien champ d'inondation du Rhin et dans le champ d'inondation de l'Ill encore fonctionnel, deux secteurs proches aux rivières alimentées par la même nappe.

Des analyses d'eau prélevée dans les trois rivières précitées et dans les rivières phréatiques Ergelsenbach, Neumatt, Altland et Hattermatt (FIG. 1) ont été réalisées entre mars 1989 et mars 1990. Parallèlement, des relevés de végétation ont été effectués selon la méthode de BRAUN-BLANQUET (1964) sur une longueur de 100 à 200 m incluant les faciés d'eaux calmes et d'eaux courantes. Les groupements végétaux identifiés sont interprétés sur la base de la séquence phytosociologique du degré de trophie. Cette séquence comprend six groupements nommés A, B, C, D, E et F de l'oligotrophe à l'eutrophe, les variables discriminantes étant le phosphore des phosphates et l'azote ammoniacal.

L'ensemble des eaux parcourant le secteur sont des eaux alcalines de pH de l'ordre de 7,7, un peu plus dures pour les rivières alimentées par la nappe (0,5 meq.l^{-1} Ca^{2+}) que les rivières vosgiennes, à cause de la nature géologique calcaire de l'aquifère.

Ces dernières, l'Andlau, l'Ehn et la Scheer sont caractérisées par de fortes fluctuations de la température et de l'oxygène dissous, des teneurs élevées en ammoniaque et en phosphates pouvant atteindre jusqu'à 750 µg.l^{-1} N-NH_4^+ et 1350 µg.l^{-1} P-PO_4^{3-} par exemple dans l'Ehn au mois d'octobre. Les fluctuations saisonnières sont données dans la figure 3. La contamination de ces rivières est directement liée aux activités humaines : développement de l'agriculture, rejets d'effluents urbains et d'industries, notamment agro-alimentaires.

Au contraire, les eaux des rivières phréatiques présentent de faibles variations saisonnières de la température. Les concentrations en ammoniaque et en phosphore des phosphates sont relativement faibles respectivement 2-40 µg.l^{-1} and 2-26 µg.l^{-1}. Ces eaux présentent parfois des pics de pollution, notamment en période de crue (FIG.2). Elles sont aussi faiblement contaminées par la matière organique comme le montrent certaines teneurs en ammoniaque mesurées au cours de l'année (FIG. 2) et les valeurs moyennes de DCO (mesurée par le bichromate de K) (TAB. I).

Les rivières phréatiques sont colonisées par une végétation oligotrophe à mésotrophe, de type B et C de l'échelle de bioindication (TAB. II), malgré les pics de contamination observés. L'association B à *Berula erecta* et *Mentha aquatica* est préférentiellement localisée dans les secteurs d'amont. Le type E qui inclut des espèces polluotolérantes comme *Elodea nuttallii* et *Potamogeton pectinatus* apparaît dans le canal de l'Ehn (C1, C2). Dans toutes les autres rivières, la végétation est de type eutrophe, voire hypertrophe. Les espèces *Nasturtium officinale, Lemna trisulca* L. et *Berula erecta* sensibles à la pollution ammoniacale disparaissent.

Les intervalles de valeurs des deux paramètres discriminants ammoniaque et phosphates, correspondant aux associations végétales relevées dans ce secteur correspondent assez bien à celles données par CARBIENER *et al.,* (1990), TRÉMOLIERES *et al.,* (1993, 1994) et ROBACH *et al.,* (1995) dans l'échelle de bioindication. Cependant, certaines anomalies peuvent être expliquées par des teneurs en matière organique dans le secteur d'étude (26-30 %) nettement supérieures à celles mesurées dans le secteur central de la plaine (15-20 %), la matière organique jouant le rôle de piège à nutriments. En effet, le sédiment des eaux du marais apparaît aussi nettement plus eutrophe que les dépôts grossiers du Rhin ou les alluvions plus fines de l'Ill.

Si on compare les caractéristiques physico-chimiques des eaux des secteurs de l'Andlau, de l'Ill et du Rhin, on remarque que le pH, la température, l'oxygène dissous ou encore la dureté et l'alcalinité sont assez proches. En revanche, les concentrations en chlorures et en éléments eutrophisants sont nettement différentes en fonction du secteur. Les chlorures sont présents à des taux très faibles indiquant ainsi l'origine occidentale (vosgienne) des eaux. Les eaux phréatiques du secteur du Rhin présentent de fortes teneurs (contamination par les mines de potasse localisées au sud de la plaine), le secteur de l'Ill ayant des teneurs variables.

Les eaux du marais de l'Andlau constituent une situation intermédiaire par leur caractère mésotrophe, entre les eaux du champ d'inondation de l'Ill oligotrophes à mésotrophes, où l'on trouve encore des stations à Potamot coloré (espèce caractéristique de l'association A), et le secteur influencé par les eaux du Rhin qui s'infiltrent dans la nappe, secteur caractérisé par des eaux mésotrophes à eutrophes. On notera aussi la relative pauvreté en espèces du secteur (11 espèces), comparativement aux deux autres (22 à 30 espèces), peut-être due à la faible surface du réseau hydrographique du marais et donc à une moindre diversité des biotopes.

BIBL. DU MUSEUM PARIS

Source : MNHN

Analyse d'un article soumis pour publication

Review of a submitted paper

● Le titre est-il suffisamment concis ?
Is the title concise enough ? OUI ❐ NON ❐

● Le titre reflète-t-il bien le contenu ?
Does the little clearly reflect the content ? OUI ❐ NON ❐

● Le résumé est-il suffisamment explicite ? Donne-t-il les informations essentielles sur les méthodes, sur les résultats ?
Is the summary sufficiently informative ? Does it give the basic information on methods and results ? OUI ❐ NON ❐

● L'introduction situe-t-elle bien la problématique de l'article ?
Does the introduction clearly present the aim of the work ? OUI ❐ NON ❐

● L'exposé des méthodes est-il suffisamment détaillé ?
Are the methods presented with enough details ? OUI ❐ NON ❐

● Quel est le degré de nouveauté des résultats ?
What is the level of novelty of results ?
faible/*low* ❐
moyen/*medium* ❐
élevé/*high* ❐

● La discussion et les conclusions sont-elles convenablement argumentées ?
Are the discussion and conclusions correctly argued ? OUI ❐ NON ❐

● Les mots-clés sont-ils bien choisis ?
Are the key-words suitable ? OUI ❐ NON ❐

● Le texte est-il suffisamment concis ?
Is the text concises enough ? OUI ❐ NON ❐

● Dans le cas d'un article de synthèse, le texte fait-il bien ressortir les acquis et les perspectives dans le domaine présenté ?
In case of a review, does the paper adequately emphasize the knowledge and the expected developments in the prevented field ? OUI ❐ NON ❐

● Les tableaux et figures sont-ils tous utiles ?
Are tables and illustrations all necessary ? OUI ❐ NON ❐

● Les figures sont-elles acceptables pour la reproduction ?
Are illustrations acceptable for a correct reproduction ? OUI ❐ NON ❐

● La bibliographie est-elle judicieusement sélectionnée ?
Is the bibliography judiciously selected ? OUI ❐ NON ❐

● La bibliographie est-elle à jour ?
Is the bibliography up-to-date ? OUI ❐ NON ❐

Conclusions

● Article non publiable
The paper cannot be pubished ❐

● Publiable après révision majeure
The paper may be published after major revision ❐

● Publiable après révision mineure
The paper can be published after minor revision ❐

● Publiable en l'état
The paper can be published as it is ❐

Source : MNHN

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Écologie, the journal of the Société Française d'Écologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts, forum and books reviews.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix. However, synthesis papers could up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references.

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence. French could be written or rewritten by the redaction if necessary :

- the title written in French and English
- surname of author (s), full name and full adress or different addresses on a separate sheet
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- an abridged version up to 5,000 signs written in French and English
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in French and English the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLEMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw (Pict) or Illustrator (EPS) can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks.

Manuscripts are sumitted with out the authors name and adress (blind refereeing) to referees at list. Reviewing is about one month. Authors must answer to the comments of referees on a separate sheet. When the paper may be published after major revision, the corrected version is submitted to the referee again. The referre will received the paper as it is published.

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence : Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

Source : MNHN

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèses ainsi qu'une tribune libre et des analyses d'ouvrages.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre en français et en anglais ;
• Le nom du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres et l'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire, sur feuille séparée.
• Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point ;
• Une version abrégée de 5000 signes, en français et en anglais ;
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
• Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.– Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.– *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.– Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In :* BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.– *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes*. Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.

Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD****.*

Les manuscrits sont soumis, sous forme anonyme, à un minimum de deux referees. La durée d'analyse demandée aux referees est d'un mois. En cas de demande de révision majeure (cf. formulaire d'analyse), la version corrigée est envoyée aux referees pour vérification. L'article est envoyé aux referees dès sa publication.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune, sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Écologie/Price for SFE Members (Exclusively)

	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Écologie
FRANCE & C.E.E	200,00 F	450,00 F
ETRANGER hors CEE	200,00 F	500,00 F
Étudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1996 à Écologie Vol. 27 (1) au Vol. 27 (4)
Numéro de Commission Paritaire : 50062

Tous nos tarifs s'entendent en francs français, frais de port inclus.
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	509,30 F	10,70 F	520,00 F
CEE	509,30 F		509,30 F
ETRANGER hors CEE	540,00 F		540,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10 % (sur prix public HT)

	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
CEE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
ETRANGER hors CEE	486,00 F	10,21 F	496,21 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE : remise 10 % (sur prix public HT)

Adresse de livraison	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
FRANCE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
CEE	458,37 F		458,37 F
ETRANGER hors CEE	486,00 F		486,00 F

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.47.92.00.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.

IMPORTANT : *Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la* ***SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.***

Source : MNHN

Source : MNHN

ÉCOLOGIE

— TOME 27 - N° 1 —

Mars 1996

SOMMAIRE

PALKA, L. & BLANDIN, P.– Éditorial **3**

DUTOIT, T. & ALARD D.– Les pelouses calcicoles du nord-ouest de l'Europe (*Bromatelia erecti* Br. Bl. 1936) : Analyse bibliographique **5**

ESCARAVAGE, N., PORNON A. & DOCHE B.– Évolution des potentialités dynamiques des landes à *Rhododendron ferrugineum* L. avec les conditions de milieu (étage subalpin des Alpes du Nord, France) **35**

SCHNITZLER A., TRÉMOLIÈRES M., CARBIENER R., ENGLIN I. & ROBACH F.– Réponse des communautés végétales aquatiques aux considérations en phosphore et en azote dans le réseau hydrographique d'un ancien marais de la plaine alluviale d'Alsace (Est de la France) **51**

CONTENTS

PALKA, L. & BLANDIN, P.– Editorial **3**

DUTOIT, T. & & ALARD D.– Chalk grasslands of north-western Europe (*Brometalia erecti* Br. Bl., 1936) : a review **5**

ESCARAVAGE, N., PORNON A. & DOCHE B.– Evolution of dynamics potentialities of *Rhododendron ferrugineum* L. heathlands with environmental conditions (subalpine level, Northern Alps, France) **35**

SCHNITZLER A., TRÉMOLIÈRES M., CARBIENER R., ENGLIN I. & ROBACH F.– Aquatic macrophytes communities response to levels of pand nutrients in an olds swamp of the upper Rhine plain (eastern France) **51**

Source : MNHN